

**Der heutige Stand
elektrophysiologischer Untersuchungen
am Geschmacksorgan**

von

Dr. med. Gerhard Waller

aus

Eger/Sudetenland

Aus der Hals-Nasen-Ohren-Klinik
der Universität Erlangen-Nürnberg
Direktor: Professor Dr. med. G. Theissing

Der heutige Stand elektrophysiologischer Untersuchungen am Geschmacksorgan

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Medizinischen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen-Nürnberg

vorgelegt
von
Dr. med. Gerhard Waller
aus
Eger/Sudetenland

Gedruckt mit Erlaubnis der Medizinischen
Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg



Dekan: Professor Dr. med. W. Schiefer

Referent: Priv. Doz. Dr. med. G. Kittel

Coreferent: Professor Dr. med. G. Theissing

Tag der mündlichen Prüfung: 23. 3. 1971

Renate und meinen Eltern

Herrn Privatdozenten Dr. med. G. Kittel,
Oberarzt an der Universitätsklinik für
Hals-, Nasen- und Ohrenkranke, danke ich
für die Anregung zur Bearbeitung des Themas
und für seine Unterstützung.

Herrn Professor Dr. med. G. Theissing,
Direktor der Klinik für Hals-, Nasen-
und Ohrenkranke der Universität Erlangen-
Nürnberg, danke ich, daß ich die Arbeit in
seinem Hause durchführen durfte.

Inhaltsübersicht

		Seite
Kapitel	I. Einleitung	1
Kapitel	II. Die makroskopische Anatomie des Geschmacksorgans	3
Kapitel	III. Die Ultrastruktur der Geschmacksknospe	8
Kapitel	IV. Der Receptor und die Receptormembran	14
Kapitel	V. Die afferenten Nerven - Eigenschaften und Untersuchungsmethoden	22
Kapitel	VI. Die zentralen Anteile der afferenten Nerven einschl. der corticalen Zentren	31
Kapitel	VII. Die Fundamentalsubstrate des Geschmackssinnes und sie betreffende Untersuchungsmethoden	41
Kapitel	VIII. Zusammenfassung	56
	IX. Gesamte erreichbare Literatur in alphabetischer Ordnung	58

Lebenslauf



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548401_0058

I. Einleitung

Das Geschmacksorgan war - ebenso wie das Geruchsorgan - lange Zeit ein Stiefkind im Hinblick auf das Interesse, welches ihm Sinnesphysiologen entgegenbrachten.

Dies lag in erster Linie an den technischen Schwierigkeiten, die sich bei der genauen Erforschung des Baues und der Funktion dieses Organes ergaben. Erst durch die moderne Elektrophysiologie und die Einblicke in die Feinstruktur der Receptorzelle durch das Elektronenmikroskop war es möglich, sich exakter mit der Funktion der Rezeptoren - und damit mehr oder minder mit dem gesamten Organ - auseinanderzusetzen.

Die Frage aber, wie ein Reiz die Antwort eines Receptors hervorruft, kann auch heute noch nicht als gelöst betrachtet werden. Indirekte Untersuchungsmethoden müssen Stück für Stück Informationen über diesen Vorgang zusammentragen. Eine der wichtigsten Untersuchungsarten dazu ist die Messung der elektrischen Wechselbeziehungen zwischen der Antwort der Receptorzelle und den physikochemischen Eigenschaften des Reizes.

Problematisch werden diese Untersuchungen zusätzlich durch die hohe turn-over Rate der Geschmacksrezeptoren.

In dieser Arbeit wird versucht, nach genauer Beschreibung der Anatomie, der Rezeptorstruktur, der afferenten Leitungen und der zentralen Anteile die Funktion des Geschmackorgans anhand der neuesten Untersuchungen zu analysieren.

II. Die makroskopische Anatomie des Geschmacksorgans

Der Hauptsitz dieses Organs ist die Zunge. Seine Ausbreitung läßt sich jedoch nicht scharf begrenzen, weil es in Form von Zellkomplexen, den Geschmacksknospen, verstreut ist im Epithel der Zungenschleimhaut, des vorderen Gaumenbogens, der Schleimhaut des Kehldeckels und der ary-epiglottischen Falten und zwischen anderen sensiblen, der Tast-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindung dienenden Sinnesfeldern liegt.

Damit - und auch aus anderen, später angeführten Gründen - sind die Geschmacksempfindungen häufig mit einer Reihe sensibler Reize vermischt, die über den Nervus trigeminus dem Bewußtsein vermittelt werden.

Die Gebiete intensiver Geschmacksempfindung sind einerseits die regio gustatoria anterior (Zungenspitze und angrenzender Zungenrücken) und andererseits die regio gustatoria posterior (das Gebiet der papillae circumvallatae et foliatae und des vorderen Gaumenbogens). Beim Fetus sind die Geschmacksknospen über ein noch größeres Gebiet der Mundhöhle verteilt. Als Rezeptoren dienen die schon erwähnten Geschmacksknospen.

Dies sind zwiebel förmige Gebilde, die in das geschichtete Plattenepithel der Wände um die papillae vallatae eingebettet sind. Meist liegen drei bis sechs Ringe von Geschmacksknospen übereinander. In der regio foliata liegen sie in dem Epithel, welches die Seitenwände der Geschmacksrinnen zwischen den Blättern auskleidet.

Die Geschmacksknospen durchsetzen die gesamte Dicke des Epithels; sie sitzen mit breiter Basis der lamina propria auf und reichen mit ihrem zugespitzten Ende nicht ganz bis zur Oberfläche. Im Epithel findet sich eine kleine Öffnung, der Geschmacksporus, welcher in das Geschmacksrübchen führt, dessen Grund von der Spitze der Geschmacksknospe gebildet wird.

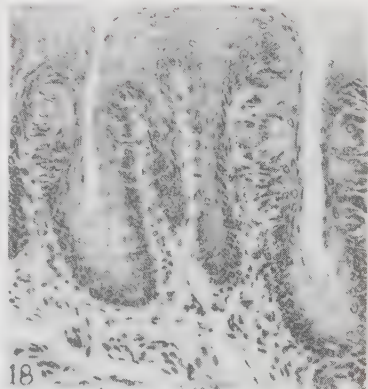
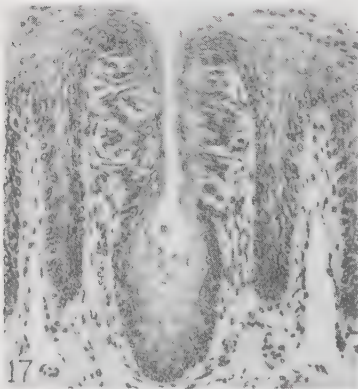


Abb. 1: Geschmacksknospe in der regio foliata des Kaninchens. Deutlich sichtbare Mitosen um die Geschmacksknospe

aus: De LORENZO, A.: Studies on the Ultrastructure and histophysiology of cell membranes, nerve fibres and synaptic junctions in chemoreceptors.

Die Zellen, welche die Geschmacksknospe aufbauen, bestehen aus einer äußeren Lage von dicht aufeinanderliegenden Epithelzellen, und aus einer inneren, lockereren Lage aus schmalen, spindelförmigen Zellen. Das periphere Ende dieser Zellen endet mit einem Stift, dem Mikrovillus, der in die Geschmacksrube hineinreicht.

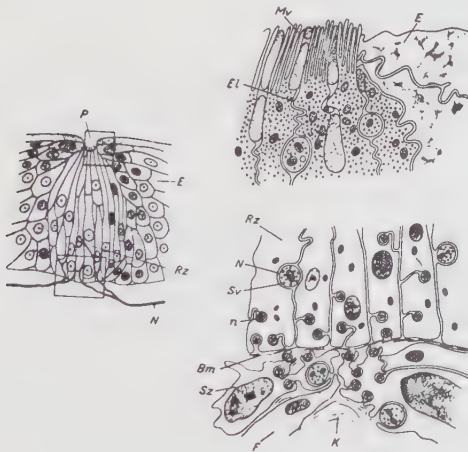


Abb.2: Schematische Darstellung des mikroskopischen Baus und der Ultrastruktur einer Geschmacksknospe aus einer Papilla foliata beim Kaninchen

- a) Geschmacksknospe
- b) apikale Anteile
- c) basale Anteile von Geschmackszellen
- b) und c), vergrößerte Ausschnitte aus a) nach elektronenmikroskopischen Befunden.

Bm Basalmembran; E vielschichtiges Plattenepithel;
 El End-(Schluß)Leisten; F Fibroblast; K Kollagen;
 Mv Mikrovilli; N dicke Nervenfasern; n dünne Nervenfasern; P Geschmacksporus; Rc Receptorzelle;
 Sv Synaptische Vesikel; Sz Schwann'sche Zelle.
 Aus HENSEL nach DE LORENZO

In einer mittelständigen Auftreibung der Geschmackszellen findet sich ein stäbchenförmiger Kern. Die basalen Anteile der Geschmackszellen sitzen auf der Limitans und nehmen die aus der Lamina propria kommenden Nervenfasern auf. Die hier marklosen Fasern bilden in der Lamina propria unter dem Epithel einen dichten Plexus, aus welchem feinste Fasern in die Geschmacksknospe einsprossen. Ein Teil der Nervenfasern endet frei zwischen den Epithelzellen. Für die periphere Geschmacksleitung stehen zunächst vier Wege zu Verfügung: der Nervus intermedius, der Nervus lingualis, der Nervus glossopharyngeus und die Nervi palatini. Dabei ergeben sich, je nach Lokalisation des Receptors, verschiedene afferente Bahnen:

Aus der regio gustatoria anterior - dem Gebiet der Zungenspitze und dem angrenzenden Teil des Zungenrückens, erfolgt die Leitung zunächst auf dem Wege des Nervus lingualis. Ein Teil zieht dann zum Ganglion Gasseri und mit den sensiblen Trigeminasfasern in den Hirnstamm. Ein Teil verläßt den Nervus lingualis und verläuft über die Chorda tympani als Nervus intermedius zu den dineuritischen Ganglienzellen am Ganglion geniculi, dem äußeren Knie des Nervus facialis, und dringt dann in den Hirnstamm ein. Von den Geschmacksknospen im Bereich

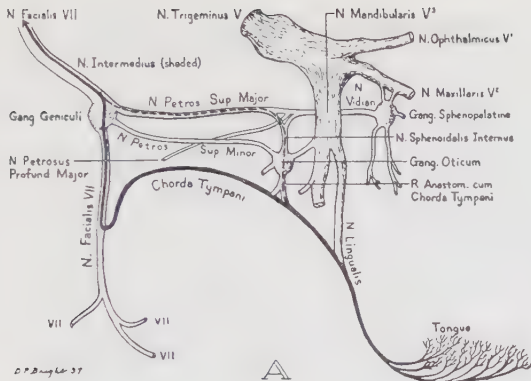
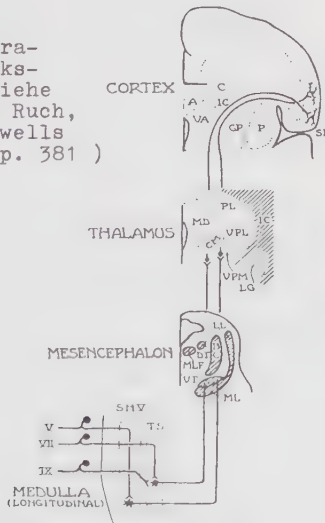


Abb. 3a: Verlauf der Geschmacksfasern in der Chorda tympani (nach: Howells Textbook of Physiology, p. 377)

Abb. 3b: Schema der zentralen Anteile der Geschmacksbahn. Zeichenerklärung siehe unten. (nach Patton und Ruch, unveröffentlicht, aus Howells Textbook of Physiology, p. 381)



A, anterior thalamic nucleus; BC, brachium conjunctivum; C, caudate nucleus; CM, n. centrum medianum; DT, dorsal secondary trigeminal tract; GP, globus pallidus; IC, internal capsule; LG, lateral geniculate body; LL, lateral lemniscus; MD, n. medialis dorsalis; ML, medial lemniscus; MLF, medial longitudinal fasciculus; P, putamen; PL, n. lateralis posterior; SF, sylvian fissure; SNV, spinal nucleus of 5th nerve; TS, nucleus of tractus solitarius; VA, n. ventralis anterior; VPL, n. ventralis posterolateralis; VPM, n. ventralis posteromedialis (arcuate nucleus); VT, ventral secondary trigeminal tract. (Patton and Ruch, unpublished studies.)

der Schleimhaut des vorderen Gaumenbogens gelangen die Neuriten auf dem Wege der Nervi palatini ins Ganglion pterygopalatinum und von diesem mit dem Nervus petrosus maior zum Ganglion geniculi und in den Nervus intermedius.

Die Geschmacksfasern aus den Papillae vallatae et foliatae, der regio gustatoria posterior, und möglicherweise auch aus der lingualen Seite des Kehldeckels und seiner ary-epiglottischen Falten kommen mit dem IX. und X. Gehirnnerven über das Ganglion extra- und intracraniale des Nervus glossopharyngeus im Bereich des Foramen jugulare in den Hirnstamm. Alle diese Neuriten, die zentralen Neuriten der dineuritischen Ganglienzellen beider Geschmacksregionen bilden in der Medulla oblongata den Tractus solitarius, um dann - speziell am rostralen Ende des Nucleus gustatorius zu enden. Von diesem Kern aus bestehen reflektorische Verknüpfungen zu der mimischen, Kau- und Schluckmuskulatur sowie zu den Kernen der Speichelsekretion. Weiterhin finden sich Verbindungen zum Hypothalamus und zentrale Projektionen in der Fissura Sylvii, der Insula und dem Operculum.

III. Die Ultrastruktur der Geschmacksknospe

In früheren Arbeiten wurden die Zellen innerhalb der Geschmacksknospe in Versorgungs- und Geschmackszellen unterteilt mit Rücksicht auf die Größenunterschiede, die Form und das Verhalten bei Färbungen. Obwohl zunächst die überwiegende Mehrzahl der Histologen mit dieser Klassifizierung einverstanden war, erbrachten elektronenmikroskopische Untersuchungen, daß diese Einteilung nicht den tatsächlichen Gegebenheiten entsprach. Es stellte sich heraus, daß viele dieser Zellen in einem Durchgangsstadium waren, das heißt, daß es sich um verschiedene Altersstadien derselben Grundzelle handelte. Daneben fielen auch verschiedene Formen degenerierter Zellen auf.

Im Elektronenmikroskop bietet sich dem Betrachter folgendes Bild: an der Spitze der Knospe zeigen sich in der Nähe des Porus sechs Geschmackszellfortsätze. Sie stellen eine besondere Form der Zelloberflächenstruktur, die Mikrovilli, dar. (siehe Abb. 2)

Diese Fortsätze der Plasmamembran haben einen Durchmesser von 0,1 bis 0,2 μ und eine Länge von 1 bis 2 μ . Bei lichtmikroskopischen Unter-

suchungen festgestellte sog. "Geschmackshärchen" waren in der elektronenmikroskopischen Durchmusterung nicht feststellbar.

Das Cytoplasma der Rezeptoren ist gekennzeichnet durch große Trauben von Vesikeln und faserigem Material, insbesondere in der Nähe der Mikrovilli. Zwischen den Zellen, in der Nähe der Geschmacksporen finden sich große Mengen eines dichten, osmophilen Materials, das mit der von RANVIER beschriebenen Schleimsubstanz übereinstimmen könnte. Das Cytoplasma der Spitze dieser Zellen enthält eine Anhäufung von Mitochondrien und eine große Menge dichter Granula. (siehe Abb.2)

Auch an der lateralen Rezeptorfläche finden sich Membranbesonderheiten: die Zellen sind, besonders im apikalen Bereich, mit Brücken verbunden. Endoplasmatisches Retikulum, Granula, Mitochondrien und Golgirezeptoren stellen die restlichen Bestandteile des Cytoplasmas der Geschmacksezeptoren dar.

Im Gewebe unterhalb jeder Geschmacksknospe finden sich markscheidenhaltige Nervenfasern von 1 bis 6 µ Durchmesser. In dem Nervenplexus in der Nähe der Basismembran verlieren sie dann in den meisten Fällen ihre Scheide. Diese nun unmyelinisierten Fasern dringen in die Ge-

schmacksknospe ein und stellen eine synaptische Verbindung mit dem Receptor her. Im Centrum der Knospen zeigt sich ein Nervenfasergewirr, das aus vielen Stellen des Plexus seinen Ursprung hat, während der laterale Bereich der Geschmacksknospe in dieser Hinsicht einfacher strukturiert ist.

Bei genauer Betrachtung zeigt sich zunächst die auf einer Basismembran ruhende Receptorzelle, deren Umgebung mit Bindegewebe ausgefüllt ist. Durch die Basismembran dringen nun aus dem Nervenplexus zwei verschiedene Arten von Fasern in den Receptor ein. Der eine Typ zeigt einen Durchmesser von 0,5 bis 1 μ , der andere unter 0,5 μ . Sie werden von einer Vielzahl kleinster Fasern gebildet. (De LORENZO, 1968). Es scheint sich bei diesen penetrierenden Fasern um Äste größerer Stammfasern zu handeln. Beim Eintritt in die Receptorzelle verschmilzt das Gewebe der Faser mit dem des Receptors, nur einige Fasern lassen sich anhand ihrer " Synapsisvesikel " - kleine Vesikel innerhalb des Plasmas - identifizieren.

Es scheinen also größere Fasern mehr als eine Receptorzelle zu innervieren oder zum Teil blind zu enden, und zwar, solange sie sich noch

zwischen den Zellen befinden, insbesondere in der Nähe von Poren.

Trotz der Tatsache, daß zwei verschiedene Arten von Nervenfasern in die Receptoren einzumünden scheinen, kann die Frage nach der Funktion der beiden Formen noch nicht beantwortet werden. Abzuklären ist auch noch die Rolle der gefundenen Synapsisvesikel. Da es sich aber beim Geschmacksorgan um ein rein sensorisches Organ handelt (GUTH, 1958), liegt die Annahme nahe, daß es sich um eine postsynaptische Stelle handelt.

Ein großes Problem der Geschmacksreceptorenuntersuchung liegt - wie schon angedeutet - in der hohen turn-over-Rate der Receptoren. PARKER (1922) stellte fest, daß es sich bei den verschiedenen, in der Geschmacksknospe gefundenen Zelltypen um dieselbe Zellart in jeweils verschiedenem Entwicklungsstadium handelt. Um dies nachzuweisen untersuchte BEIDLER (1961) diesen Vorgang mit Hilfe von Colchicininjektionen an der Ratte. Man stellte fest, daß sowohl mitotische Teilungen im Teilungsepithel der Zungenoberfläche und in der Umgebung der Geschmacksknospe stattfanden, aber niemals innerhalb der Geschmacksknospe selbst.

Die Degeneration der Zellen innerhalb der Geschmacksknospe dauerte nach Colchicininjektion acht bis zehn Stunden. Die Frage, ob es sich dabei um eine toxische Schädigung der Zellen oder um eine Verhinderung des Einwanderens von Zellen in die Geschmacksknospe handelte, wurde durch die Markierung der Chromosomen neu geteilter Zellen innerhalb der Geschmacksknospe untersucht. Dabei zeigte sich, daß die Lebensdauer der Receptorzellen drei bis fünf Tage beträgt und daß in dieser Zeit Zellen, je nach Reifegrad, von der Peripherie ins Zentrum der Geschmacksknospe einwanderten (BEIDLER, 1961; BEIDLER und SMALLMAN 1965).

Welche der sicher über den Bedarf hinaus in der Peripherie gebildeten Zellen das Zentrum erreicht, wird vermutlich durch zufällige Verletzungen der Zelle während der zentripetalen Wanderung beeinflußt. (BEIDLER)

Noch nicht mit absoluter Sicherheit geklärt ist die Frage, was mit der Innervation einer einzelnen Geschmackszelle während ihres Alterungs- und damit Wanderungsprozesses geschieht. Es wird angenommen, daß die mit einer Geschwindigkeit von $1,4 \mu\text{m}/\text{die}$ zentripetal wandernden Zellen förmlich von einer peripher

liegenden Nervenendigung an die nächste, zentraler liegende weitergegeben werden, bis sie das Zentrum erreichen und degenerieren. Mit dieser Hypothese wäre auch die Wahrung der Spezifität der Geschmacksfasern erklärt. Zusätzlich bietet sich durch die dauernde Regeneration der Geschmacksfasern die Möglichkeit der Einstellung auf veränderte Faktoren der inneren Umgebung und der Außenwelt des Individuums.

IV. Der Receptor und die Receptormembran

Für die Receptormembran des Geschmacksreceptors gelten die Bedingungen wie für den größten Teil der Nervenzellen. Eine davon ist der erregende Effekt des Kations und der hemmende des Anions (BEIDLER, 1954). Diese Wirkung ist weitgehend eine Funktion der Membran. Aus diesem Grunde bietet sich zunächst eine genaue Beschreibung des Baues und der Funktion dieses " Teilorgans " an.

Bezüglich der chemischen Struktur der Membran läßt zunächst das schnelle Eindringen lipidlöslicher Moleküle vermuten, daß die Membran selbst Lipide enthält, die eine wichtige Rolle in der Kontrolle der Passage verschiedener Moleküle in der Zelle spielen. GORTER und GRENDEL bewiesen 1925, daß diese Annahme richtig ist, indem sie aus der Membransubstanz Lipide extrahierten, die eben ausgereicht hätten, die gesamte Oberfläche der verwendeten Membranen mit einer Doppelschicht aus Lipidmolekülen zu decken. Daraus ergab sich die Vermutung, daß eine Membran aus einer bimolekularen Lipidlage bestünde. Die Messung der elektrischen Kapazität der Membranen verschiedener Zellen ergab bei allen Zellen übereinstimmend einen Wert von 1 mfd/cm^2 .

Dies stimmte mit der Annahme überein, daß eine geringe Lage dielektrischer Substanzen - Lipide - das Zellinnere von der Umgebung trennt (FRICKE, COLE).

Eine Messung der Oberflächenspannung von Zellmembranen zeigte aber, daß die äußere Zellschicht der Membranen nicht aus Lipiden, sondern voraussichtlich aus Proteinen besteht. Optische Polarisierungsuntersuchungen bewiesen, daß in der Membrane radiär Lipide und tangential Proteine angeordnet sind. DAVSON und DANIELLI (1943) stellten fest, daß die Zellmembranen als doppelte Lipidlagen zu betrachten sind, deren Moleküle sich mit dem hydrophoben Ende entgegenstehen, und deren hydrophile Enden lose mit einer Lage von Proteinen verbunden sind. Diese Struktur läßt sich elektronenmikroskopisch bei einer großen Anzahl von Zellen eines, und auch verschiedener Tiere feststellen. Es bestehen jedoch riesige funktionelle Unterschiede. Zwar ist die Grundzusammensetzung an allen Membranen dieselbe, aber die einzelnen Bausteine - Lipide und Proteine, Polysaccharide und Enzymmoleküle - sind weitgehend verschieden und führen auch zu den unterschiedlichen Funktionen. Nicht einmal an ein und derselben Zelle muß die Membran an allen Stellen der Oberfläche dieselbe Feinstruktur, und damit

dieselbe Funktion aufweisen.

Bei der Geschmackszelle kann dies bedeuten, daß die Membran der Mikrovilli völlig verschieden von der benachbarten Membran an den Seiten der Zelle ist.

Der Mikrovillus einer Geschmackszelle umfaßt eine Einheitsmembran von 70 bis 100 Ångström Stärke. Neben der Basis der Mikrovilli verschmelzen die Membranen der Zellen zu einer dreilagigen Schicht von 150 bis 180 Ångström. Eine Trennung der Receptorzellen erfolgt teilweise durch extrazelluläre Flüssigkeitspolster, in welche die oben beschriebenen freien Nervenendigungen des Basisnervenplexus münden.

An den Membranen selbst besteht zwischen Innen und Außen eine Potentialdifferenz von 10 bis 150 mV. Dies ist eine Funktion der Ionenkonzentrationsdifferenz und wird kontrolliert durch die Eigenschaft der Membran, sowie ihrer Transfersysteme. Beim Auftreten eines Reizes auf den Receptor erfolgt aufgrund bisher für den Geschmackssinn noch weitgehend ungeklärter Vorgänge an der Membran eine Depolarisierung in Abhängigkeit von der Größe des Reizes.

(KIMURA und BEIDLER 1961, TATEDA und BEIDLER 1964).

Die Reizung der Rezeptoren ist möglich mit Elektrolyten und Nichtelektrolyten bestimmter Zusammensetzung. Dabei fällt auf, daß bei Reizung durch eine größere Menge verschiedener Stoffe jeweils nicht alle Rezeptoren gleichmäßig erregt werden. Diese Aussage wird ermöglicht durch Ableitung von durch den Receptor erzeugten Aktionspotentialen in afferenten Nervenfasern.

Da nun aber - bei einwertigen Ionen als Reizstoff - ebenfalls diese Tatsache zu beobachten ist und das einzige spezifische Merkmal eines einwertigen Ions der Grad der Hydratation ist, müssen die auftretenden Unterschiede einmal der Verschiedenheit der Rezeptoren und/oder dem verschiedenen Grad der Hydratation des Reizmoleküls zugeschrieben werden. Diese Aussage wurde experimentell durch LING (1962), EISENMANN, RUDIN und CASBY (1957) bewiesen.

Die Fähigkeit auf Na-Ionen besser zu reagieren, als auf K-Ionen, hängt bei fast allen Tieren von den Na/K-Verhältnissen innerhalb der Geschmackszellen ab. Die Konzentration von Na-Ionen und K-Ionen steht in engem Zusammenhang mit dem Anstieg der ATPase. Sie nimmt nämlich aktiv teil am Transport der Na-Ionen durch die

Membran. Ob die ATPase auch bei der Erregung der Geschmacksreceptoren durch Kationen eine Rolle spielt, ist noch nicht bekannt. Die zur Verfügung stehenden Untersuchungsergebnisse lassen annehmen, daß die Phosphatgruppen bei der Kationenbindung beteiligt sind und die Größe der Geschmacksantwort proportional zur Zahl der gebundenen Kationen ist.

Die Wirkung zweiwertiger Ionen ist etwas anders. Man kann die Geschmacksreceptoren auf Calcium vollständig adaptieren, ohne dabei die Antwort auf einen Reiz mit Na-Ionen zu beeinflussen. Ein zweiwertiges Ion kann anscheinend die Spalte zwischen zwei anionischen Receptorstellen an der Membran überbrücken. Andere mehrwertige Ionen, wie Kupfer und Eisen können fest an bestimmte Gruppen innerhalb der Membran gebunden werden, so daß diese Kopplungsstellen für einwertige Ionen nicht mehr frei sind. Allerdings muß die Möglichkeit bestehen, diese Receptoren für monovalente Ionen wieder frei zu machen, wenn ein starkes Geschmacksagens auf die Zungenoberfläche gebracht wird, welches dann die feststehenden polyvalenten Ionen kurzfristig von der Membran entfernt. (BEIDLER)

Eine Reizung der Rezeptoren mit Nicht-Elektrolyten wurde bisher nur von wenigen Autoren in ihren Theorien und Untersuchungen berücksichtigt. (BEIDLER, WILSON) Sicher beruht aber ein großer Teil unserer Geschmackssensationen auf Reizung durch Nicht-Elektrolyte. Allerdings können Geschmacksantworten beispielsweise auf Zucker durch dieselbe Gleichung beschrieben werden, wie sie auch für Salz- und Säurereizung verwendet werden kann. (BEIDLER, 1963)

$$\frac{C}{R} = \frac{C}{R_s} + \frac{1}{K \cdot R_s}$$

C = Konzentration des Reizes

R = Reizantwortgröße

R_s = größtmögliche Reizantwort

K = Gleichgewichtskonstante

Es ist auch bekannt, daß Moleküle mit weitgehend verschiedenen Strukturen, wie Alkohole, Glykoside, Zucker und Steroide an Protein gebunden werden können, andere an Lipide (KLOTZ, 1963)

Bei der Bindung von Nicht-Elektrolyten an die Proteinschicht der Zellmembran spielt die Wasserstoffbindung die entscheidende Rolle. (BEIDLER, 1967) Dabei stellt die Anordnung der Proteinseitenketten eine große Anzahl verschiedener

Kopplungsstellen zur Bindung von Nicht-Elektrolyten dar.

Endgültige exakte Details über die Auslösung einer Receptorantwort nach Anlagerung eines Nicht-Elektrolytenmoleküls an die erwähnte Proteinseitenkette sind noch nicht bekannt.

Damit wird auch deutlich, daß eine ausreichende exakte Definition des adäquaten Reizes für die Rezeptoren des Geschmackssystems noch nicht möglich ist. Es ist nicht einmal möglich, die genaue Struktur der Reizsubstanzen für die vier Grundgeschmacksrichtungen anzugeben, wie dies beim Geruchsorgan für die sieben Grundgerüche heute möglich ist.

Da man eine weiterführende Untersuchung am Receptor bisher noch nicht durchführen konnte, wurden indirekte Untersuchungen über die Eigenschaften der Geschmackszelle an den zentripetalen Nervenfasern durchgeführt, indem Ableitungen der in ihnen fortgeleiteten Potentiale bei den verschiedenen Manipulationen am Receptor vorgenommen wurden. Eine andere Möglichkeit der indirekten Untersuchung der Receptoreigenschaften ergab sich aus der Messung und Analyse des Parotissekretes, da diese Drüse über Kollaterale des Nucleus gustatorius und Nucleus salivatorius

bei Erregung der Geschmacksreceptoren entsprechend dem Grade der Erregung mitsezerniert.

V. Die afferenten Nerven,

Eigenschaften und Untersuchungsmethoden

Zunächst muß vorausgesetzt werden - und dies wird später noch zu belegen sein - daß von verschiedenen Receptorfeldern der Zunge bevorzugt entsprechende, vorhandene Grundgeschmacksreize, nämlich salzig, sauer, bitter und süß, abgeleitet werden können und daß für jeden dieser Reize Nervenfasern bestehen, die überwiegend - in der Summe betrachtet - eine Reizart fortleiten. Dazu kommen noch Mechano- und Thermoreceptoren, die am Geschmackssystem aber nur mittelbar beteiligt sind.

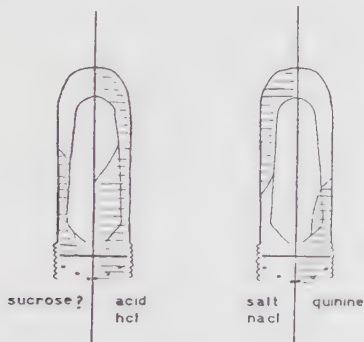


Abb. 4: Regionale Empfindlichkeit der Zunge aus:
" Gustatory afferent Impulses ", PFAFFMANN, C.
in J.Cell.Comp.Physiol. 17, 1941, pp 243-258

Die afferenten Nervenfasern bestehen aus Axonen mit Durchmessern zwischen 2 und 8 μ (KITCHELL, 1963)

Die nach der Methode von IGGO (1958) festgestellte Leitungsgeschwindigkeit lag zwischen 5 und 30 m/sec. Dabei fiel auf, daß die schnellen und dickeren Nervenfasern (ERLANGER-GASSERSCHES gesetz) entweder zu Säure- oder Salzeinheiten gehörten. Die Süß- und Bitterleitungen waren wesentlich dünner. Alle untersuchten Nervenfasern aber waren scheidenhaltig (myelinisiert). Daneben fielen mitgeführte Fasern auf, die von Mechanorezeptoren ausgingen. Es waren dabei vier verschiedene Arten zu differenzieren (wobei sich die angegebenen Eigenschaften jeweils auf den Receptor beziehen): schnelladaptierende mit diffusem Receptorfeld, langsam adaptierende mit diffusem oberflächlichem Receptorfeld, langsam adaptierende mit punktförmigem Receptorfeld in der Gegend der papillae fungiformes und langsam adaptierende, tief liegende Typen. Die Leitungsgeschwindigkeit dieser Fasern liegt zwischen 18 und 78 m/sec, ihre Stärke zwischen 3 und 12 μ m (IGGO, LEEK, 1965).

Thermorezeptorenantworten waren in sämtlichen Ableitungen der verschiedenen Nervenfasern zu differenzieren. Die Rezeptoren befinden sich auf der gesamten Zunge und werden zum Teil nur durch steigende (on-Elemente), zum Teil durch steigende und fallende (on-off-Elemente) und

selten nur durch fallende Temperaturen (off-
Elemente) erregt (DODT, 1952; BOMAN, 1958).

Die Leitungsgeschwindigkeit dieser Fasern
liegt bei 7 bis 40 m/sec; sie sind - wie die
Fasern der Mechanoreceptoren - markscheiden-
haltig.

Abgesehen von der Möglichkeit, von verschiedenen
Nerven abzuleiten, besteht auch noch die Möglich-
keit, innerhalb desselben Nerves entweder die
Ableitung vom gesamten Nervenbündel zu nehmen
(integrierte Ableitmethode) oder von einzelnen
Axonen- aus denen der Nerv besteht - abzuleiten.
Die bevorzugte Methode ist dabei die integrierte
Methode. Dabei entspricht das abgeleitete Poten-
tial der Summe der Impulse der Einzelfasern.
(FISHMAN, 1937). Stellt man sich nämlich das
Erregungspotential einer Einzelfaser aufgezeich-
net als nicht allzu hohe, aber langgezogene Kurve
über einer Null-Linie vor und integriert die von
der Kurve und der Null-Linie eingeschlossene
Fläche, so erhält man Werte, die kaum von denen
abweichen, die man erhält, wenn man ein Summen-
potential von einem Gesamtnerv ableitet und auf
dieselbe Weise integriert. Hier verläuft die Kurve
zwar steiler, ist aber dafür kürzer.

Bei der Ableitung der Potentiale von Einzelfasern verschiedener Nerven wurde zunächst erwartet, eine Differenzierung entsprechend den vorhandenen Receptorarten aufzufinden, das heißt, spezifische Fasern für süß, sauer, bitter und salzig, sowie für thermische und mechanische Veränderungen mit jeweils spezifischen Potentialformen. Nach Ergebnissen von BEIDLER und SATO entspricht dies jedoch nicht ganz den Tatsachen. Man stellte dagegen bei der integrierten Ableitung von der Chorda tympani fest, daß bei diesem Nerv neben den geschmacksspezifischen Fasern auch Fasern beteiligt sind, welche Information über die Kalt-Warm-Situation führen. Bei Untersuchungen am Nervus lingualis fielen dagegen lediglich Fasern von reinen Kalt-Receptoren auf (ZOTTERMAN, 1954).

Bei der Ableitung von einzelnen Fasern der Chorda tympani der Katze wurde festgestellt, daß von einer großen Anzahl untersuchter Fasern 50 % auf Geschmack, Erwärmung und Abkühlung, 20 % auf Geschmack und Abkühlung, 10 % nur auf Geschmack und 10 % nur auf Temperaturwechsel ansprachen. Es ergab sich auch, daß eine Einzel-faser mindestens zwei verschiedene Geschmacks-qualitäten vermittelte.

Die Meinung, daß zunächst Fasern mit absolut spezifischer Information durch Aufschaltung von Impulsen aus receptorlosen Nervenendigungen bezüglich ihrer Potentiale verändert werden, entspricht deswegen sicher nicht den Tatsachen. Auch die zunächst von BEIDLER und DAVIS vertretene Meinung, daß das jeweils afferente Neuron den spezifischen Receptor erst durch bestimmte "Empfindlichmacher" aus einem vorhandenen indifferenten Receptortyp erzeuge, die noch zu beweisende Spezifität der Rezeptoren also eine Folge der Spezifität des anschließenden Nervapparates sei, wurde von Bruce OAKLEY in Versuchen mit über Kreuz regenerierten Geschmacksnerven bei der Ratte widerlegt. Es ist bekannt, daß bei Durchtrennung des Neurons auch die Geschmacksknospe und damit die Rezeptoren degenerieren. Bei Regeneration bilden sich auch die Geschmacksknospen neu. (von VINTSCHGAU, 1880; WHITESIDE, 1927; GUTH, 1958; OAKLEY und BENJAMIN, 1966).

Um nun festzustellen, ob das Neuron auch die Spezifität der Receptorzellen bestimmt, durchtrennte man bei Ratten die Chorda tympani, den Nervus lingualis und den IX. Gehirnnerven und vereinte die zentralen Anteile der angegebenen

Nerven jeweils mit dem peripheren Teil eines anderen, zum Beispiel den zentralen Anteil der Chorda tympani mit dem peripheren des Nervus lingualis. Zur Kontrolle hatte er vor Beginn Ableitungen von den intakten Nerven genommen. Fünfzehn Wochen nach der gekreuzten Vereinigung ergab die Nachuntersuchung, daß die Impulsmuster, ausgehend von den Rezeptoren trotz Veränderung des zentralen Neurons bei Abnahme der zu untersuchenden Potentiale vom jeweils zentralen, unverletzten Neuronanteil, sich in keiner Weise verändert hatten. (Oakley)

Dies bedeutet, daß die spezifische Reaktionsfähigkeit der Receptorzelle auf verschiedene Chemikalien nur vom lokalen Gewebe, nicht vom zentralen Neuron induziert wird. Diese Versuche widerlegen auch die Meinung, daß freie, zwischen den Rezeptoren liegende Nervenendigungen mit Empfindlichkeit gegenüber bestimmten Chemikalien vorhanden sind, wie das wiederholt behauptet worden war.

Die oben angeführte Tatsache, daß die großen Geschmacksnerven auch einen Teil der Wärme- und Kältefasern führen, war der Anstoß zu genaueren Untersuchungen des Verhältnisses Geschmack - Temperatur.

Nach Einzeluntersuchungen von WEBER (1847), MONCRIEFF (1951), HAHN (1936), BEIDLER (1954) und FISHMAN (1957) führte SATO an Katzen die ersten systematischen Untersuchungen des Zusammenhangs zwischen dem Effekt und der Temperatur einer Geschmacksreizflüssigkeit durch. Bei diesen Untersuchungen wurden von der Chorda tympani nach Geschmacksreizen verschiedener Temperatur die entstehenden integrierten Potentiale abgeleitet. Er stellte dabei fest, daß der Abfall der integrierten Potentiale während der Reizung bei niedrigen Temperaturen langsamer vor sich geht als bei wärmeren Reizlösungen. Dies bedeutet, daß die auftretende Adaptation abhängig von der Temperatur der Reizflüssigkeit ist. Die genauen Ergebnisse zeigt die folgende Figur:

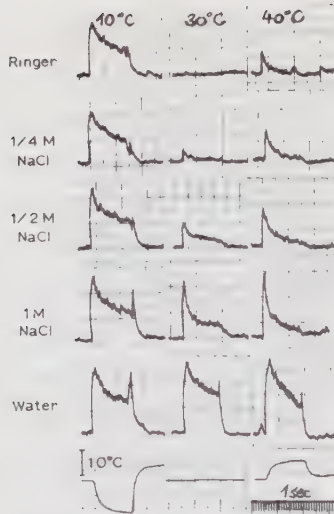


Abb. 5: Integrierte Antwort der Chorda tympani auf Zungenreizung mit Ringer, Wasser und Salzlösung bei verschiedenen Temperaturen Aus: " The Effect of Temperature Change on the Response of Taste Receptors ", SATO, M. in Olfaction und Taste, ed. Zotterman, Y., Pergamon Press, Stockholm 1963, pp 151-164

YAMASE und HIGASHIHARA (1959) führten ähnliche Versuche durch am Menschen. Sie erhielten Resultate, die weitgehend mit den von SATO bei Katzen ermittelten Ergebnissen übereinstimmten. Dabei lag die zur Geschmacksreception günstigste Temperatur bei der Katze bei etwa 30 Grad Celsius, beim Menschen bei etwa 35 Grad Celsius, abhängig von der Geschmackssubstanz.

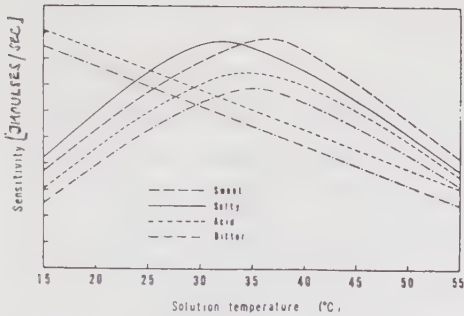


Abb. 6: Beziehungen zwischen der Geschmacksempfindlichkeit von Menschen und der Temperatur der Geschmackslösungen. Die Kurven wurden aus den Ergebnissen von 27 Japanerinnen schematisch gezeichnet.

Aus SHIMIZU, YANAZE und HIGASHIHIRA, 1959, in: "Temperature Change on the Response of Taste Receptors", SATO, M., in: Olfaction and Taste, ed. Zotterman, Y., Pergamon Press, Stockholm, 1963, pp 151 - 164

VI. Die zentralen Anteile des afferenten Nerven

Untersuchungen über die Mechanismen des Geschmacks im Thalamus wurden bisher an verschiedenen Tierarten durchgeführt, nämlich an Katzen, Ratten und Affen. (NOBUSADA ISHIKO, MASAHIRA, AMATSU, YOSHIHIKO SATO, ROBERT M. BENJAMIN, W. MAKOUS, S.NORD, B. OAKLEY, C. PFAFFMANN, ERICKSON, HALPERN).

Nach elektrischer Reizung der Chorda tympani und des Nervus lingualis wurde die Reaktion am ipsilateralen Thalamus mit Mikroelektroden kontrolliert. Auf diese Weise ergab sich, zunächst eine grobe Orientierung über die betroffenen Bezirke am Thalamus (siehe Figur auf der nächsten Seite). Genauere Untersuchungen wurden dann durch Erregung der Geschmackseinheiten mit Geschmacksstoffen und dem Versuch der Lokalisation der Geschmackserregungen im Thalamus vorgenommen. Es ergab sich, daß die Projektion des Nervus lingualis mehr lateral im Nucleus fasciculus solitarius liegt als die der beiden anderen Geschmacksnerven, die sich mehr im medialen Bereich finden. Diese Feststellung legt die Vermutung nahe, daß der Geschmack sein eigenes unabhängiges Kerngebiet im mittleren Bereich des Nucleus fasciculus hat. Diese Annahme stimmt mit den von COHEN (1957) und LANDGREN (1958) an Katzen gefundenen Ergebnissen überein. Auch Unter-

suchungen von FROMMER und PFAFFMANN (1961)
PFAFFMANN et al. (1961) bewiesen, daß eine Tren-
nung des sicher vorhandenen Geschmackszentrums
im Thalamus von Zentren anderer Sinnesmodulä-
ten vorliegt (siehe Kurve).



Abb. 7: Elektrodenmarken in drei verschiedenen Präparaten in sechs verschiedenen Tiefen. Abstand der Ebenen jeweils 0,2 mm
CM = Zentrum des n. medianus, MD = n. parafascicularis, PV = n. paraventricularis, SPF = n. subparafascicularis, V = n. ventralis
Aus: Some thalamic and cortical mechanisms of taste, BENJAMIN, R.M., 1962.

Weitere Untersuchungen an der Katze nach Anaesthesie des Tieres und Ableitung in der Nähe des Nucleus ventralis posteromedialis und Sichtbarmachung der abgeleiteten Potentiale auf dem Oszillographen ergaben interessante Einzelheiten.

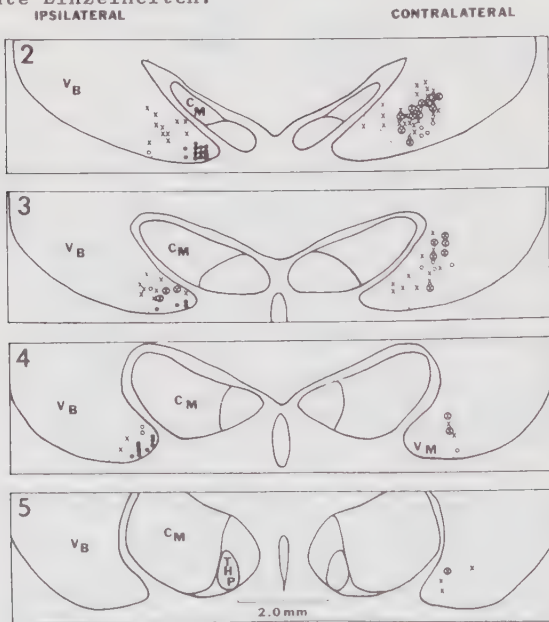


Abb. 8: Lokalisation der elektrophysiologisch isolierten Einzelneurone im Thalamus der Ratte nach Zungenreizung. Abkürzungen wie in Figur Seite 32, gleicher Autor.

Die Autoren gingen aus von einer Spontanaktivität und stellten bei verschiedenen Reizapplikationen an der Zunge sowohl Anstieg der elektrischen

Aktivität im Thalamus, als auch - bei anderer Reizart - eine Aktivitätsabnahme fest. Zusätzlich konnten sie noch bei Abspülung der Zunge mit Ringerlösung die Reaktion von off-Elementen dokumentieren.

Zusammenfassend ergab sich also, daß die Art der Reaktion im Thalamus abhängig von der Reizsubstanz und damit mittelbar von den Eigenschaften des durch sie aktivierten Receptors war. Die Verschlüsselung scheint durch Zu- und Abnahme der Aktivität der Zentren im Thalamus erreicht zu werden.

HALPERN versuchte die chemotopische Verschlüsselung im Nucleus fasciculus solitarius an Ratten aufzuklären. Es ergab sich bei seinen Experimenten, daß bei Erregung der regio gustatoria ant. durch Glucose die Reaktion im ventralen Bereich des Kerns am größten war, während bei Reizung mit Chininhydrochlorid die Aktivität in diesem Bereich sehr gering war und das Erregungsmaximum mehr im dorsalen Bereich lag. Genaue abgrenzbare homogene Strukturen für die regio gustatoria anterior beziehungsweise posterior im Nucleus fasciculus solitarius ließen sich jedoch auch bei diesen Untersuchungen nicht festlegen. Das Vorhandensein einer großen Anzahl von Kolateralen vom Nucleus gustatorius zu den Kernen

der mimischen, Kau- und Schluckmuskulatur sowie den Kernen der Speichelsekretion wurde oben schon erwähnt und bietet eine weitere indirekte Untersuchungsmethode des Geschmacksorgans (WILLIAMS, HORSELEY, GANTT, LIVINGSTON). Untersuchungen der Projektion des Geschmacks im Cortex wurden mehrfach vorgenommen. Es konnten nach elektrischer Reizung des Nervus lingualis und der Chorda tympani bei Tieren an bestimmten Stellen Potentiale abgeleitet werden.

Eine genauere Lokalisation der gesuchten Zentren wurde versucht durch das Setzen von Läsionen in den Gebieten, in denen die zentralen Projektionen nach den oben erwähnten Vorversuchen vermutet wurden und anschließender Untersuchung des Geschmacksvermögens. Dadurch war eine genauere Festlegung beim Tier möglich.

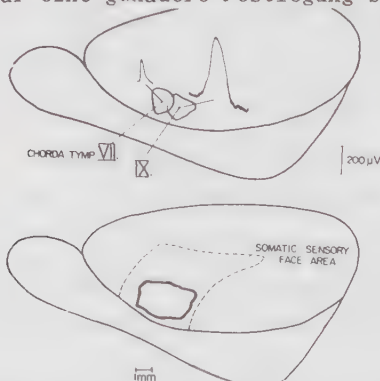


Abb. 9: Oben: Corticale Flächen bei der Ratte, die durch elektrische Reizung der Chorda und des Zungenastes des IX. Gehirnnerven aktiviert wurden.

Unten: Die gesamte Geschmacksnervenfläche aus sechs verschiedenen Ableitungen.

Aus: Olfaction and Taste, ed. Zotterman, Y., Pergamon Press, Stockholm 1963, 322

Dieselben Versuche wie bei der Ratte wurden auch am Affen ausgeführt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigt die Figur auf Seite 37.

Aber nicht nur der Verlust der Geschmacksempfindung bei Läsion der zentralen Anteile diente zum Nachweis der gesuchten Hirnareale, sondern auch als Folge der zentralen Läsion auftretende Degeneration der peripheren Nervenbahn und der Nachweis mittels Silberfärbung (BAGSHAW, PRIBRAM, PATTON). Man konnte sich aufgrund dieser Untersuchungen auf Bezirke im Bereich der Fissura Sylvii und am unteren Ende des Gyrus postcentralis (BRODMAN-Areal⁴³) festlegen.

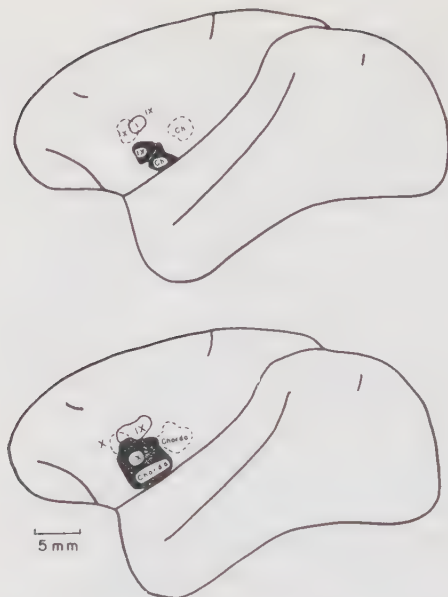


Abb. 10: Oben: Corticale Zentren beim Affen, die durch elektrische Reizung der Chorda tympani, dem Zungenast des IX. Hirnnerven und des X. Hirnnerven aktiviert wurden.

Unten: Zusammengefaßte Fläche aus mehreren Einzeluntersuchungen.

Aus: Olfaction and Taste, 324

Beim Affen scheint das Operculum und die Insula Reilli ähnliche Funktionen zu haben (BENJAMIN, HIND). Eine exakte kartographische Fixierung der corticalen Geschmackszentren beim Menschen ist bisher noch nicht durchgeführt.

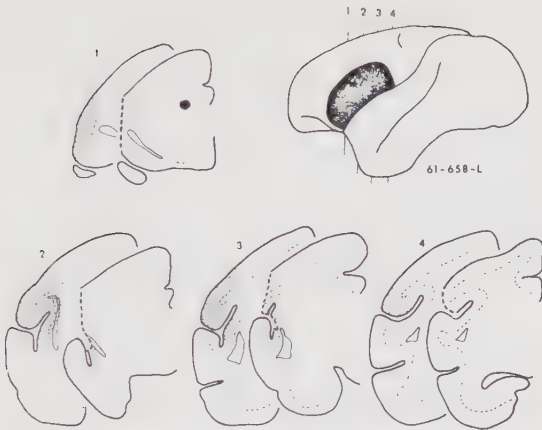


Abb.11: Rekonstruktion einer corticalen Läsion in einer Hemisphäre eines Affen, die zur Degeneration führt. Die Läsionen waren annähernd symmetrisch. Der rechte Schnitt stammt jeweils von dem experimentell verwendeten Gehirn, der linke Schnitt von einem gesunden, unveränderten. Das Claustrum ist eingezeichnet.

Aus: Olfaction and Taste I, 326

Neben den bereits oben angegebenen Kollateralen zu verschiedenen motorischen und exokretorischen Zentren liegen nachweislich auch Verbindungen zu den Zentren der inneren Sekretion und zu den Hungerzentren vor. Beweise dafür lieferten zahlreiche Arbeiten an Tieren, beispielsweise an adrenaletomierten Ratten oder Wiederkäuern im Natriumdefizit. (BOTT, DENTON, WELLER, RICHTER, HALDANE, DAHL) Dabei schienen umgebungsbedingte oder situationsabhängige Faktoren mit den sensorischen und sekreto-

rischen Determinanten so zusammenzuspielen, daß eine genaue Differenzierung außerordentlich schwierig wird (PFAFFMANN, FISCHER, FRANK, 1965). Man stellte zunächst an Schafen im Natriummangel einen ungeheueren Appetit für Salz fest. Sie zeigten nach Aufnahme einer Dosis, die in direktem Zusammenhang mit dem Grad des vorherigen Defizits stand, ein wesentlich aktiveres Verhalten und einen wesentlich geringeren Salzappetit. Genaue Untersuchungen beweisen, daß der Mechanismus der humoralen Reizung der Aldosteronsekretion, die bei Natriumdefizit auftritt, den Salzhunger induziert (BLAU-WEST, COGHLAN, DENTON, GODING, WINTOUR, WRIGHT, 1963).

Allerdings spielt in dieser Beziehung auch das Renin-Angiotensin-System eine Rolle, so daß auch bestimmte Veränderungen einer dieser Substanzen im cerebralen Kreislauf den Bedarf zur Salzaufnahme induzieren kann. Den Zusammenhang zum Geschmacksorgan bewies ein Experiment, bei welchem die Durchtrennung der Nervi linguales, buccales und glossopharyngei eine Reduktion der aufgenommenen Salzmenge erbrachte, obwohl noch Natriumdefizit bestand. In Rechnung zu stellen ist zusätzlich allerdings die Tatsache, daß diese Tiere Salz riechen können und damit ein weiteres Organ

zur Identifizierung der gesuchten Stoffe aufweisen.

(BOTT, DENTON, WELLER, 1965).

Ähnliche Untersuchungen wurden an Ratten vorgenommen (FREGLY, WATERS, 1965). Man kam zu absolut entsprechenden Ergebnissen. Als Steuerkörper wurde wiederum der Aldosteronspiegel angegeben, zusätzlich aber das Na/K-Verhältnis im Speichel.

VII. Die vier Fundamentalsubstrate des Geschmackssinnes

Die Grenzen des Begriffes " Substrat " im Hinblick auf die Sinnesphysiologie sollten alles einschließen, was zur Wahrnehmung einer Grund-sensation nötig ist; das heißt, den Receptor auf der einen, die corticalen Zentren auf der anderen Seite, verbunden mit einer Neuronenkette und ihren verschiedenen Um- und Zuschaltstationen. (Beidler)

Davon wurde bereits die Form, und soweit bekannt, die Grundfunktionen im Allgemeinen beschrieben. Ergänzt sei hier lediglich noch einmal die Lage der Receptorfelder auf der Zunge.

Es zeigte sich zunächst eine deutliche Anhäufung von Feldern an der Spitze und der lateralen Begrenzung der hinteren Oberfläche der Zunge. Wenige Rezeptoren fand man im Bereich der Unterseite.

Am Zungenrücken fällt ein komplettes Gemisch aller vorhandenen Receptorgruppen auf. Diese Angaben waren aufgrund punktwisen Absuchens der Zungenoberfläche möglich. (IGGO, LEEK, 1965).

Auch die zentralen Anteile des Geschmacksorgans waren schon Gegenstand genauer Erörterungen und können bis heute nicht genauer beschrieben werden. Eingegangen wurde auch auf die Eigenschaften der

Neuronenkette, Auf die Möglichkeit der weiteren Differenzierung der Rezeptoren und damit der gesamten Substrate mit Hilfe verschiedener Methoden, die fast ausschließlich auf exakter Betrachtung der Potentiale innerhalb der Neuronenketten nach Reizung der Rezeptoren basieren, wurde bisher noch kein Wert gelegt.

Es gelang auf die oben erwähnte Weise, vier Grundrezeptoren mit den Grundgeschmacksrichtungen salzig, sauer, bitter und süß zu differenzieren. Dabei fiel zunächst auf, daß die Geschmacksschwellen für die vier als Grundsubstanzen verwendeten Stoffe (bitter: Chininhydrochlorid, süß: Glucose, sauer: Zitronen- oder Essigsäure, salzig: Kochsalz) wesentlich unterschiedlich waren. So stellte v. SKRAMLIK für das Bittersubstrat eine Schwellenkonzentration von 10^{15} Molekülen beim Menschen fest, während zur Wahrnehmung des Geschmacks süß eine Konzentration von 10^{20} Molekülen notwendig war. Dies entspricht einem Konzentrationsunterschied um den Faktor 100 000.

Dazu kam die Beobachtung, daß das Bittersubstrat gegenüber ionisierenden Strahlen außerordentlich empfindlich ist, andere Substrate dagegen weniger. Entsprechend, so wurde postuliert, muß die Schädigung der vorhandenen Substrate durch ein von außen einwirkendes Agens proportional zu ihrer

Empfindlichkeit sein. Diesbezüglich führte SKRAMLIK eine Untersuchung mit Lokalanaesthetika durch und legte sein besonderes Augenmerk auf die Erholungszeiten bei verschiedenen Reizstoffen und demselben Lokalanaesthetikum.

Er bestrich zunächst die Geschmacksarea mit einem Lokalanaesthetikum in der Reihenfolge Spitze, Seite, Mitte, Zungengrund, weicher Gaumen. Dann wurde die Geschmacksschwelle nach Festlegung des Ausgangswertes ohne Anaesthetikum im Abstand von einer, fünf und zehn Minuten gemessen. Als Geschmacksstoffe wurden die Grundgeschmackssubstanzen verwendet. Es ergab sich ohne Anaesthetikum eine Empfindlichkeitsfolge von bitter, sauer, salzig, süß und mit Anaesthetikum von bitter, salzig, sauer, süß. Trotz dieser Abweichung kann insbesondere aus der bei den verschiedenen Geschmacksqualitäten unterschiedlichen Erholungszeit geschlossen werden, daß für jede der Grundgeschmacksrichtungen ein eigenes Substrat im oben erwähnten Sinne vorliegt.

Dies wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß vor der endgültigen Erholung bei den verschiedenen Substraten eine verschieden lange Hypersensibilität auftritt.

Eine weitere Methode zur Klärung der Eigenschaften der Fundamentalsubstrate liegt in der schon erwähnten indirekten Untersuchung der Sekretion der Glandula parotis. Dabei wurden bei Mensch und Tier Untersuchungen über die sezernierte Speichelmenge (FUNAKOSHI, KAWAMURA) und auch über die chemischen Eigenschaften der sezernierten Speichelmenge vorgenommen. (CHAUNCEY, FELLER, SHANNON, WILLIAMS, LIVINGSTON, GANTT, HORSELEY). Schwierig bei der ersten Art der Untersuchung war das notwendige Ausschalten jeder psychisch bedingten reflektorischen Parotissekretion.

Eine Grundvoraussetzung war auch, für jeden Reiz dieselbe Reizintensität zu wählen. Als Kriterium für die Intensität wurde beim Menschen die übereinstimmende psychologische Stärke verwendet, bestimmt nach der Methode von BEEBE-CENTER und WADDELL (1948).

Man geht dabei so vor, daß mit einer Standardlösung (hier 3-%ige NaCl-Lösung) subjektive Intensitätsvergleiche mit anderen Modalitäten durchgeführt werden, bis alle Substanzproben im Reiz gleich stark empfungen werden.

Beim Hund, oder Tier im Allgemeinen, kann die übereinstimmende Reizintensität einzelner Ge-

schmacksproben mittels der übereinstimmenden elektrischen Aktivität am Geschmacksnerv festgelegt werden.

Die Konzentrationen der Lösungen bewegten sich beim Menschen zwischen 0,0005 - und 2 - molar, genauer: es entsprachen sich in der Geschmacksintensität die 0,02 %ige Chininhydrochloridlösung, die 0,28 %ige Weinsäurelösung, die 18,8 %ige Rohrzuckerlösung und die 3 %ige Salzlösung. Die zur Untersuchung benötigte Speichelmenge wurde über drei Minuten nach der modifizierten Vakuum-schalenmethode nach LASHLEY gesammelt.

Beim Menschen ergab sich, daß der mit Rohrzuckerlösung provozierte Parotisreiz 0,46 ml ergab, der mit Kochsalz 0,67 ml, der mit Weinsäure 1,83 ml und jener mit Chininhydrochlorid 0,55 ml. Ähnlich - im Verhältnis - waren die Ergebnisse im Tierexperiment.

Ein Proportionalitätsverhalten der erzeugten Speichelmenge zur elektrischen Aktivität der Primärneuronen oder der psychologischen Intensität der Geschmacksempfindung läßt sich nicht feststellen. Ersichtlich aber wird - aufgrund des verschiedenen Verhaltens der Grundsubstrate - daß eine Einteilung in vier Grundeinheiten durchaus dem physiologischen Verhalten dieses Organs entspricht.

Weiterhin läßt sich folgern, daß die nervöse Leitung der Information " sauer " und " salzig " enger mit dem Salivationszentrum in der Medulla verbunden ist, als die von " süß " und " bitter ". Bezüglich des sauren Geschmacks wurde bei anderen Untersuchungen der Sekretionsrate der Parotis beim Menschen festgestellt, daß bei Anstieg des H-Ionengehaltes angebotener Säuren ein Anstieg der Sekretionsrate um den Faktor 0,7 bis 2 proportional zum Ionenkonzentrationsanstieg erfolgte. Dabei fiel zusätzlich auf, daß die Anwesenheit einer zweiten Carboxylgruppe den Reizeffekt der Säure verringerte, dagegen die Anwesenheit von mehreren zwischenständigen Methylgruppen den Reizeffekt wieder steigerte. Ähnliches ergab sich bei der Anwesenheit einer dritten Carboxylgruppe. Zusätzlich zur Konzentration der H-Ionen ist die Reizeffektivität also auch abhängig von dem chemischen Bau des Anions.

Elektrophysiologische Untersuchungen am Hund ergaben, daß Chininhydrochlorid eine große Aktivität im Nervus glossopharyngeus erzeugt, aber Weinsäure nur eine schwache im glossopharyngeus, jedoch eine hohe kurze Antwort in der Chorda tympani. Die Reaktion auf einen Reiz mit Rohrzucker lag überwiegend in der Chorda tympani und nur schwach im Nervus lingualis. Ähnliche Potentiale zeigte auch

eine Reizung mit Kochsalz.

Weitere Experimente mit dem Geschmacksorgan wurden bezüglich der Adaptationserscheinungen vorgenommen, und zwar direkt am Menschen bei zu anderen Zwecken freigelegter Chorda tympani (BORG, DIAMANT, OAKLEY, STRÖM, ZOTTERMAN).

Es wurde dabei festgestellt, daß eine Adaptation bei allen Stoffen bis auf 0 erfolgte, ohne daß die jeweils restlichen Grundsubstanzempfindlichkeiten beeinflußt wurden. Es fielen dabei Unterschiede zu ähnlichen an Ratten vorgenommenen Untersuchungen auf (siehe Figuren Seite 47).

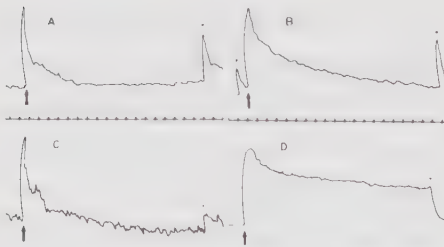


Abb. 12: Die Figur zeigt die integrierte Ableitung von der menschlichen Chorda tympani (A,B,C) und der Chorda der Ratte (D) bei einer dreiminütigen Überflutung mit 0,2 molarer NaCl-Lösung. Die Punkte zeigen den Beginn einer kurzen Wasserüberflutung, die Pfeile den Beginn der Salzüberströmung. Die Zeitbasis ist in 10 sec. eingeteilt.

Aus: Olfaction and Taste II, 255

Die Adaptation dauerte bei 0,15 m NaCl-Lösung 50 - 54 sec. (übereinstimmend mit BUJAS, 1953). Dabei wurde sicher angenommen, daß sich die Adaptation auf einen abnehmenden Impulsstrom in den Geschmacksfasern zurückführen läßt und ein zentraler Adaptationsmechanismus nicht postuliert werden muß.

Interessant in diesem Zusammenhang waren auch die Untersuchungen der Wirkung des Extraktes der *Gymnema sylvestre*. Er nimmt, auf die Zunge aufgebracht, die Fähigkeit süße Substanzen zu schmecken an (SHORE 1892, ANDERSON 1950), ohne die Antwort auf NaCl mitzubeeinflussen. (HANGSTROM 1969). Die von verschiedenen Autoren vertretene Meinung, daß von diesem Extrakt der bittere Geschmack beeinflußt werde, wurde experimentell nicht bestätigt.

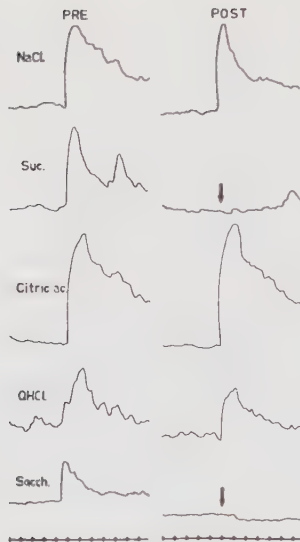


Abb. 13: Elimination der Antwort auf Süßstoffe durch *Gymnema sylvestre*-Extrakt. Die Reize wurden vor und nach Behandlung der Zunge mit 1 %igem Extrakt über 90 sec. gesetzt. Die Pfeile zeigen den Reizbeginn mit Zucker und Saccharin. Die Zeiteinteilung entspricht jeweils 1 sec. Diese Ergebnisse stammen vom Menschen bei Reizung mit 0,2 m NaCl, 0,5 m Zucker, 0,002 m Chininhydrochlorid und 0,004 m Saccharin.

In: Olfaction and Taste II, 259

Entgegengesetzt zum Extrakt der *Gymnema sylvestre* wirken die sogenannten Geschmacksverbesserer Mononatriumglutamat, Natrium - Ionosinat und Natrium - Guanylat.

Es wurde in Experimenten von ADACHI, FUNAKOSHI und KAWAMURA (1965) die Wirkung aufgrund elektrophysiologischer Untersuchungen an Einzelfasern der

Chorda tympani der Katze nach Reizung mit NaCl untersucht und für Mononatriumglutamat und Natriumguanylat ein positiver Effekt nachgewiesen. Die Aktivität der Chininfasern nahm bei Zugabe der angegebenen Chemikalien ab.

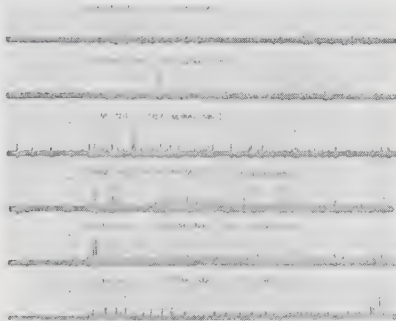


Abb. 14: Effekt der chemischen Geschmacksverbesserer auf die Aktivität der Salzfasern (Geschmacksverbesserer wurden zu Salzlösungen hinzugefügt).

Aus: Olfaction and Taste II, 412

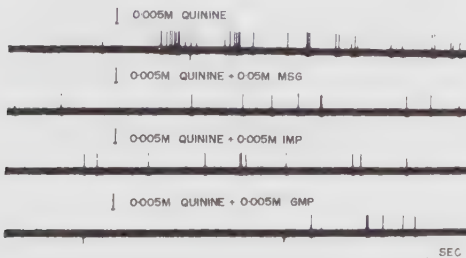


Abb. 15: Effekt der chemischen Geschmacksverbesserer auf die Aktivität von Chininfasern. (Geschmacksverbesserer wurden mit Chininlösung vermischt)

Aus: Olfaction and Taste II, 413

SATO, YAMASHITA und OGAWA stellten in ähnlichen Experimenten fest, daß die oben angegebenen 5'-Ribonucleotide nicht nur geschmacksverbessernd wirken, sondern daß sie bei ihrer Applikation in niedriger Konzentration eine gewisse Niveauerhöhung der Impulse ergeben, das bedeutet, daß bereits geringe Potentiale vor Aufbringung spezieller Geschmacksstoffe auf die Zunge in der Chorda vorliegen. Untersucht wird in dieser Arbeit auch der Eigengeschmack verschiedener 5'-Ribonucleotide.

Alle bisher angeführten Experimente lassen sich als Bestätigung der tatsächlich vorhandenen vier verschiedenen Grundgeschmackssubstrate auffassen. Ein weiterer Beweis dafür ist auch der elektrophysiologische sichere Nachweis - der direkt beim Menschen nicht in derselben Exaktheit möglich zu sein scheint - des Vorhandenseins vierer verschiedener Geschmackssubstrate beim Affen (GORDON G., KITCHELL R., STRÖM L., ZOTTERMAN J.) durch die Demonstration vierer verschiedener, absolut spezifisch reagierender Nervenfasertypen.



Abb. 16: Ableitungen von Einzelfasern der Chorda tympani eines Rhesusaffen.

Aus: Olfaction and Taste II, 262

Dabei stellte der Untersucher fest, daß Saccharin neben den spezifischen Süßfasern zusätzlich die Bitterfasern erregte, Glucose dagegen ergab nur Potentiale in den Süßfasern. Ähnliche Eigenschaften zeigen auch L-Aminosäuren (STONE, 1965) beim Menschen, während D-Formen nur die Empfindung süß auslösen sollen (KANEKO, 1938, MONCRIEFF, 1951, BERG, 1953). Für Aminosäuren liegen auch Versuche vor, den Geschmack anhand der Struktur in Analogie zum Geruchssinn vorher zu identifizieren (STONE).

Diese Theorien sind aber bis heute aus dem Versuchsstadium nicht herausgekommen.

Ein weiteres Problem ergab sich mit H_2O . Die Frage ob reines, destilliertes Wasser einen Geschmack habe oder nicht, beschäftigte mehrmals die Autoren. Dabei sind bis heute die Meinungen außerordentlich geteilt. Erwähnt sei hier nur, daß die verschiedenen Forscher Wasser verschiedener Temperatur verwendeten und die Reaktion der Rezeptoren bei 39 Grad Celsius bei manchen Versuchen als sehr gering, bei anderen als nicht vorhanden angegeben wurde. Potentialentstehungen bei höheren oder niedrigeren Temperaturen scheinen auf die Reaktion von Thermorezeptoren zurückzuführen sein.

Abgesehen von den mehrmals angegebenen vier Grundsubstraten finden sich im Bereich des Receptororgans auch noch Mechano- und Thermorezeptoren, deren afferente Anschlüsse ebenfalls mit den die Geschmacksempfindung leitenden Nervenfasern gemeinsam zentripetal verlaufen. Die Gefahr der Maskierung der von Geschmacksrezeptoren ausgehenden Potentiale durch Impulse der Mechano- oder Thermorezeptoren wurde von mehreren Autoren bei der integrierten Ableitemethode angegeben, insbesondere wegen der außerordentlichen Empfind-

samkeit der Mechanoreceptoren und der Größe ihrer Potentiale. Bewiesen scheint durch die angegebenen Untersuchungen die Existenz von vier Geschmacksgrundsubstraten, deren Differenzierung in früheren Kapiteln bis in den Bereich der Medulla und den Cortex verfolgt wurde, sowie das Vorhandensein von Receptoren für thermische und mechanische Reizungen der Zunge.

Aufschlußreiche Untersuchungen am Geschmacksorgan wurden durchgeführt mittels elektrischer Reizung der menschlichen Zunge (SULZER, 1754). Die dabei ausgelösten Empfindungen entsprachen zunächst keinem der anderen Reizparameter und erhielten die Bezeichnung " elektrischer Geschmack ", der je nach Flußrichtung des Stromes als sauer oder alkalisch bezeichnet wurde (ROSENTHAL).

Bei genaueren Experimenten verschiedener Autoren wurde abweichend von der ursprünglichen Annahme festgestellt, daß durch elektrische Reizung alle vier Grundempfindungen des Geschmackes ausgelöst werden können (v. BÉKÉSY). Dabei unterscheiden sich die auslösenden Rechteckreize nur in der Frequenz (in Schwellennähe).

Neueste Untersuchungen (PLATTIG) zeigten, daß kontrollierte Reizungen der Zunge synchrone Potentialschwankungen im EEG ergaben, wobei sich bei

steigender Reizstärke die Latenzzeit der Potentialauslenkungen verringerte, sowie eine Übereinstimmung des Anstiegs der Reizstärke und der Größe der Potentialschwankungen - allerdings nicht generell - auftrat. Eine Lokalisation dieser Potenzfunktionswirkung wurde nicht angegeben.

Angeführt sei schließlich noch die Abhängigkeit der Sensibilität und Anzahl der Rezeptoren und damit des gesamten Grundsubstrates vom Alter des untersuchten Individuums. Entsprechend den Untersuchungen an anderen Sinnesorganen nimmt sie mit zunehmendem Alter ab. (COHEN, GITMAN, COOPER, BILASH, ZUBEK, BERNDT, GERHARDT, WAGNER).

VIII. Zusammenfassung

Unter Verwendung der neuesten verfügbaren Literatur werden im Abriß die Erkenntnisse über das Geschmacksorgan und seine elektrophysiologischen Untersuchungsmethoden in dieser Arbeit zusammengefaßt.

1. Die makroskopische Anatomie der Geschmacksknospen, die afferenten Leitungen und ihrer Schaltungen einschließlich der Bahnen von Thermo- und Mechanoreceptoren sowie der zentralen Anteile werden betrachtet.
2. Die elektronenmikroskopische Untersuchung der Geschmacksknospen ergibt die Ultrastruktur: Mikrovilli, Innervation mittels verschiedener Telodendrien, Verbindung der einzelnen Receptorzellen, Synapsisvesikel, freilebende Telodendrien. Physiologische Untersuchungen zeigen die hohe turn-over Rate der Geschmackszellen. Die Receptorzellen wandern von der Peripherie der Knospe ins Zentrum ein, bei einer Lebensdauer von wenigen Tagen. Die Aktivität läßt sich mittels Colchicin lähmen.
3. Die Receptoreigenschaft ist an die Receptormembran gebunden. Die Reception von Geschmacksreizen folgt der BEIDLER'SCHEN Geschmacksgleichung. Sie gilt auch für Nicht-Elektrolyte nach Bindung an Protein oder Lipide.

4. Ableitmöglichkeiten zur Untersuchung der afferenten Neuronen sind möglich mittels integrierter Methode oder Ableitung von Einzelfasern. Es finden sich keine rein geschmacksmodalitätenspezifische afferente Bahnen. Die Bahnen sind nicht spezifisch. Die Spezifität der Rezeptoren ist peripher bedingt.
5. Temperatur beeinflusst die Erregbarkeit der Rezeptoren. Die günstigste Temperatur liegt beim Menschen bei 35° Celsius.
6. Das Kernzentrum des Geschmackssinnes ist im Thalamus von Zentren anderer Sinnesmodalitäten getrennt. Die Art der Reaktion im Thalamus ist abhängig vom erregten Receptor. Das zentrale Projektionszentrum liegt in bestimmten, kartographisch teilweise erfaßten Bezirken der Fissura Sylvii und des Gyrus postcentralis, sowie in der Insel und dem Operculum.
7. Kollateralen der zentralen Anteile zur mimischen Muskulatur, zu den Zentren der Speichelsekretion, sowie zu Zentren der Inneren Sekretion liegen vor.
8. Eine Differenzierung des Gesamtorgans in vier Grundsubstrate ist möglich.
9. Eine Registrierung von Potentialschwankungen mittels EEG nach elektrischer Reizung kann durchgeführt werden.
10. Die Sensibilität und die Anzahl der Rezeptoren nehmen im Alter ab.

IX. Literaturverzeichnis

1. ABBOTT, P.S.,
Theeffect of temperature
on taste in the white rat
Providence, Brown University,
(1953)
2. ABLES, M.F., BENJAMIN, R.M.,
Thalamic relay for taste in
albino rat
J. Neurophysiol. 16, (1960),
pp 499 - 508
3. ABRAHAMS, H., KRAKAUER, D., DALLENBACH, K.M.,
Gustatory adaption to salt
Amer. J. Psychol. 49, (1937),
pp 462 - 469
4. ADACHI, A.,
Neurophysiological study on
taste effectiveness of
seasoning
J. Physiol. Soc. Japan, 26,
(1964), pp 347 - 355
5. ADACHI, A., FUNAKOSHI, M., KAWAMURA, Y.,
Neurophysiological studies
on taste effectiveness of
chemical taste enhancers
in: Olfaction and Taste II,
ed. T.HAYASHI, Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 411 - 414

6. ALLARA, E.,
Recherche sull'organo del
gusto del l'uomo
Arch. Ital. anat. e embriol.
42, (1939), pp 506 - 564
7. ALLAS, J., JAUHIAINEN, T.,
Discrimination in electric
taste
Acta otolaryng. (Stockholm)
65, (1968), pp 51 - 54
8. ALLEN, F.,
The secretory activity of
the parotid gland
Quart. J. Exp. Physiol. 19,
(1929), pp 337
9. ANDERSEN, H., LANDGREN, S., OLSSON, L.,
ZOTTERMAN, Y.,
The sweet taste fibres of dog
Acta Physiol. Scand. 21,
(1950), pp 105 - 119
10. ANDERSEN, H., FUNAKOSHI, M., ZOTTERMAN, Y.,
Electrophysiological investi-
gations of the gustatory effect
of various biological sugars
Acta Physiol. Scand. (1962)
11. ANDERSEN, H., FUNAKOSHI, M., ZOTTERMAN, Y.,
Electrophysiological responses
to sugars and their depression
by salts
in: Olfaction and taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press
N.Y., (1963), pp 177 - 192

12. ANDREW, B.L., OLIVER, J.,
 The epiglottal taste buds
 of the rat
 J. Physiol. 114, (1951)
 p 48
13. APPELBERG, B., Species differences in the
 taste qualities mediated
 through the glossopharyngeal
 nerve
 Acta Physiol. Scand. 44,
 (1958), pp 129 - 137
14. AREY, L. B., TREMAN, M.J., MONZINGO, F.L.,
 The numerical and topogra-
 phical relation of taste buds
 to human circumvallate papillae
 throughout the life span
 Anat. Rec. 64, (1958),
 pp 9 - 25
15. BAGSHAW, M.H., PRIBRAM, K.,
 Cortical organisation in
 gustation
 J. Neurophysiol. 16, (1953),
 pp 499 - 508
16. BALDWIN, B.A., BELL, F.R., KITCHELL, R.L.,
 Gustatory nerve impulses in
 ruminant ungulates
 J. Physiol. 146, (1959),
 p 14

17. BARROW, D.H., A note on the course of
 proprioceptive fibres from
 the tongue
 Anat. rec., Vol. 66, (1936),
 pp 11-

18. BARTOSHUK, L.M., McBURNEY, D.H., PFAFFMANN, C.,
 Taste of sodium chloride after
 adaptation to sodium chloride:
 implications for the " water-
 taste "
 Science 143, (1964),
 pp 967 - 968

19. BATH, W., Die Geschmacksorgane der Vö-
 gel und Reptilien
 Arch. f. Biontol. (Berlin) 1,
 (1906) pp 1-

20. BAXTER, H., Variations in the inorganic
 constituents of mixed and
 parotid gland saliva acti-
 vated by reflex stimulation
 in dog
 J. Biol. Chem. 102, (1933),
 pp 203 - 217

21. BECKER, C.T., HERZOG, R.O.,
 Zur Kenntnis des Geschmacks
 Z. Physiol. Chem. 52, (1907),
 pp 496 - 505

22. BEEBE-CENTER, J.G., WADDELL, D., 1948
 A general psychological scale
 of taste
 J.Psychol. 26, 1948, pp 517 -
 524

23. BEIDLER, L.M., An electrophysiological study
 of the response of chemorecep-
 tors of the tongue of the rat
 to salt stimulation
 J.Neurophysiol. 16, (1951),
 pp 595 - 607
24. BEIDLER, L.M., Properties of chemoreceptors
 of tongue of rat
 J.Neurophysiol. 16, (1953),
25. BEIDLER, L.M., A theory of taste stimulation
 J. Gen. Physiol. 38 (2),
 (1954), pp 113 - 139
26. BEIDLER, L.M., FISHMAN, J.Y., HARDIMAN, C.W.,
 Species differences in taste
 responses
 Am. J. Physiol. 181, (1955),
 pp 235 - 239
27. BEIDLER, L.M. The physiological basis of
 taste; ONR-Symposium-Report
 ACR-1,
 Symposium on physiological
 psychology, (1955)
28. BEIDLER, L.M., Taste receptor stimulation
 Progress in Biophysics and
 Biophysiological Chemistry
 Pergamon Press London, 12, 107,
 (1961)

29. BEIDLER, M.L., Dynamics of taste cells
in Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press
N.Y., (1963), pp 133 - 144
30. BEIDLER, L.M., Biophysical approaches to
taste
Amer. Sci. 49 (4), (1961),
pp 421 - 431
31. BEIDLER, L.M., SALLMAN, R.,
Renewal of cells within taste
buds
J. Cell. Biol. 27 (2), (1965),
pp 263 - 272
32. BEIDLER, L.M., Anion Influences on taste re-
ceptor response
Olfaction and taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press
N.Y., (1967), pp 509 - 534
33. BÉKÉSY, G.v., J. appl. Physiol. 21 (1966)
34. BELL, F.R., Preference tests for taste
discriminations in goats
J. agric. Sci. 52, (1959),
pp 125 - 129
35. BELL, F.R., WILLIAMS, H.L.,
Threshold values for taste
in monozygotic twin calves
Nature 183, (1959),
pp 345 - 346

36. BELL, F.R., The variations in taste thresholds of ruminants associated with sodium depletion in: Olfaction and Taste, ed. ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press N.Y., (1963), pp 299 - 308
37. BENJAMIN, R.M., Cerebral mechanisms in gustatory discrimination
Doctoral Diss., Brown Univ.
(1953)
38. BENJAMIN, R.M., PFAFFMANN, C.,
Cortical localisation of taste in albino rat
J. Neurophysiol. 18, (1955),
pp 56 - 64
39. BENJAMIN, R.M., WELLER, W.J.,
Somatic receiving areals of cerebral cortex of squirrel monkey
J. Neurophysiol. 20, (1957),
pp 286 - 299
40. BENJAMIN, R.M., Absence of deficits in taste discrimination following cortical lesions as a function of the amount of preoperative practice
J. Comp. Physiol. Psychol. 52,
(1959), p 255

41. BENJAMIN, R.M., ARKERT, K.,
Cortical and thalamic areas
involved in taste discrimina-
tion in the albino rat
(1959)
42. BENJAMIN, R.M., Effect of removal of olfactory
bulbs on taste discrimination
in normal and operated rats
The Physiologist 3, 19,
(1960)
43. BENJAMIN, R.M., EMMERS, R.,
Localisation of separate corti-
cal areas for taste and tactile
tongue afferents in squirrel
monkeys
Fed. proc. 21, (1960), p 291
44. BENJAMIN, R.M., BLOMQUIST, A.J., EMMERS, R.,
Microelectrode analysis of the
distribution of lingual modalities in thalamus of albino rat
Fed. proc. 21, (1962), p 343
45. BENJAMIN, R.M., Some thalamic and cortical me-
chanisms of taste
in: Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press
N.Y., (1963), pp 309 - 330
46. BENJAMIN, R.M., BURTON, H.,
Projection of taste nerve affe-
rents in squirrel monkey
Brain Res 7 (1968), pp 221 -
231

47. BERNARD, R.A., HALPERN, B.P., KARE, M.R.,
Effect of vitamine A deficiency
on taste
Prc. sec. exp. biol. and med.,
108, (1961), p 784
48. BERNARD, R.A., HALPERN, B.P.,
Taste changes in vitamine A
deficiency
J. Gen. Physiol. 52, (1968),
pp 444 - 464
49. BERNDT, H., GERHARDT, H.J., WAGNER, H.,
On clinical electrogustometry.
The dependability of taste
threshold on age
HNO 14 (1966), pp 340 - 343
50. BIESTER, A., WOOD, M.W., WAHLIN, C.S.,
Carbohydrate studies,
I. The relative sweetness of
sugars
Amer. J. Physiol. 73, (1925),
pp 387 - 396
51. BLOMQUIST, A.J., BENJAMIN, R.M., EMMERS, R.,
Thalamic localisation of
afferents from the tongue of
squirrel monkey
J. Comp. Neur. 118, (1962),
pp 43 - 48
52. BOEKE, J.,
Studien zur Nervenregeneration II
Verh. K. Akad. Wertensch. Amst.,
19, (1917), pp 1 - 71

53. BORNSTEIN, W.S., Cortical representation of
taste in man and monkey
II. Localisation of the
cortical taste area in man
and a method for measuring
impairment of taste in man
Yale J. Biol. Med. 13, (1940),
pp 133 - 136
54. BORG, G., DIAMANT, H., OAKLEY, B., STROM, L.,
ZOTTERMAN, Y.,
A comparative study of neural
and psychophysical responses
to gustatory stimuli
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, R., Pergamon Press
N.Y., (1967), pp 253 - 264
55. BOTT, E., DENTON, D.A., WELLER, S.,
The innate appetite for salt
by sodium-deficient sheep
Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 415 - 430
56. BRONK, D.W., The mechanisms of sensory end
organs
Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.,
15, (1934), pp 60 - 82
57. BRUESCH, S., The distribution of myelinated
afferent fibres in the branches
of the cats facial nerve
J. comp. Neurol. 81, (1944),
pp 169 - 192

58. BURTON, H., EARLS, F.,
Cortical Representation of the
ipsilateral Chorda tympani nerve
in cat
Brain Res. 16 (1969),pp 520-
523
59. BUJAS, Z.,
L'adaptation gustative et son
mecanisme
Acta Inst. Psychol. Univ. Zagreb,
17, (1953), 1 - 10 pp
60. BYKOW, K.M.,
Lehrbuch der Physiologie
VEB-Verlag, Volk und Gesund-
heit, Berlin (1960),
pp 810 - 814
61. CAMERON, A.T.,
The taste sense and the rela-
tive sweetness of sugars and
other sweet substances
Scientific Rep. Ser. No. 9, N.Y.
Sugar Research Foundation
(1947)
62. CAJAL, S.R.,
Histologie du systeme nerveux
de l'hommes et de vertebrates
Maloine, Vol. 2, Paris, (1911)
63. CARPENTER, J. A.,
Species differences in taste
preference
J. Comp. Physiol. Psychol. 49,
(1956), pp 139 - 144
64. CARPENTER, J.A.,
A comparison of stimulus pre-
sentation procedures in taste
preference experiments
J. Comp. Physiol. Psychol. 54,

(1958), pp 223 - 229

65. CHAKO, L.W., NAIDU, K.J.R., MUKHOPADHYAYA, B.K.,
Observations on taste buds of
suncus marinus
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press N.Y.
(1967), pp 693 - 706
66. CHAUNCEY, H.H., SHANNON, D.L.,
Parotid gland secretion rate
as a method for measuring re-
sponse to gustatory stimuli in
humans
Proc. Soc. Exptl. Biol. and
Med. 103, (1960), pp 459 -
463
67. CHAUNCEY, H.H., FELLER, R.P., SHANNON, I.L.,
Proc. Soc. Exptl. Biol. and
Med. 112, (1963),
pp 917 - 923
68. CHAUNCEY, H.H., FELLER, R.P., SHANNON, I.L.,
Measurement of human gustatory
perception using the parotid
gland secretion
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press
N.Y., (1967), pp 265 - 280
69. COHEN, J., OGDEN, D.,
Taste blindness to phenyl-thio-
carbamide and related compounds
Psychol. Bull. 46, (1949),
pp 490 - 498

70. COHEN, M.J., LANDGREN, S., STRÖM, L., ZOTTERMAN, Y.
Cortical reception of touch
and taste in cat
Acta physiol. Scand. 40,
(1957), pp 1 - 50
71. COHEN, T., GITMAN, L.,
Oral complaints and taste per-
ception in age
J. geront. 12, (1959),
pp 294
72. COHEN, M.J., HAGIWARA, S., ZOTTERMAN, Y.,
The response spectrum of taste
fibres in cat: a single fibres
analysis
Acta physiol. Scand., Suppl. 36,
(1955), pp 316 - 332
73. COHN, G.,
Die organischen Geschmacksstoffe
Steinenroth, Berlin, (1914)
74. COOPER, P.M., BILASH, J., ZUBEK, J.B.,
The effect of age on taste
sensivity
J. geront. 14, (1959), p 56
75. CRAGG, J.H.,
The sour taste: threshold va-
lues and accuracy;
the effects of saltiness and
sweetness
Trans. Roy. Soc. Can. 31 (3),
131, (1937), p 131

76. CROZIER, W.J., The taste of acids
J. comp. neur., vol 26,
(1916), p 453
77. DANIELLI, I.F., Cytology and cell physiology
(ed. by BOURNE), Chap IV:
The cell surface and cell
physiology
Calendron Press, Oxford,
(1951), p 156
78. DE GIER, J., VAN DEENEN, L.L.,
Some lipid characteristics of
red cell membranes of various
animals
Biochem. biophys. Acta 49,
(1961), pp 286 - 296
79. DE LORENZO, A.J., Electron microscopic observa-
tions on taste buds of rabbits
J. Biophys. and Biochem. Cytol.
3, (1958), p 839
80. DE LORENZO, A.J., Electron microscopy of the
olfactory and gustatory
pathways
Ann. Otol. Rhin. Laryngol. 69,
(1960), p 410
81. DEMINA, M.A., Histochemical study of
cholinesterase activity in the
taste buds of some laboratory
animals
Ark. Anat. 53, (1967),
pp 111 - 114

82. DENTON, D.A., The study of sheep with permanent unilateral parotid fistulae
Quart. J. Exp. Physiol. 42,
(1957), pp 72 - 95
83. DIAMANT, H., ZOTTERMAN, Y.,
 Has water a specific taste ?
Nature, London, 183, (1959),
pp 191 - 192
84. DIAMANT, H., FUNAKOSHI, M., STRÖM, L., ZOTTERMAN, Y.
 A comparison of neural and psychophysical response to taste stimuli in man
Acta physiol. Scand. 64,
(1965), pp 67 - 74
85. DOBSON, A., KAY, R.N.B., MC DONALD, J.,
 The relation between the composition of parotid gland and mixed saliva in sheep during the induction of sodium deficiency
Res. Vet. Sci., 1, (1960),
pp 103 - 109
86. DODT, E., ZOTTERMAN, Y.,
 Mode of action of warm receptors
Acta physiol. Scand. 26, (1952)
pp 345 - 357
87. DODT, E., ZOTTERMAN, Y.,
 The mode of action of warm receptors
Acta Physiol. Scand. 49,
(1952), p 319

88. DU BOIS-REYMOND, E.,
Untersuchungen über tierische
Elektrizität
Berlin, (1848), pp 743
89. DUNCAN, C.J.,
Preference test and sense of
taste in feral pigeon
Animal Behav. 8, (1960), p 54
90. DUNCAN, C.J.,
The sense of taste in birds
Ann.Appl. Biol. 48, (1960),
p 409
91. EKAMN, G.,
Methodical note on scales of
gustatory intensity
Scand.J.Psychol. 2, (1961),
pp 185 - 190
92. ELLIOT, R.,
Total distribution of taste
buds on the tongue of the
kitten at birth
J. Comp. Neur., vol. 66,
(1937), p 361
93. EMMERS, R., BENJAMIN, R.M., BLOMQUIST, A.J.,
Thalamic localisation of
afferents from the tongue of
albino rats
J. Comp. Neur. 118, (1962),
pp 43 - 48
94. ERICKSON, R.P.,
Sensoral neural patterns in
gustation
Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 205 - 214

95. EVANS, D.R., Chemical structure and stimulation by carbohydrates
in: Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Pergamon Press,
(1963), p 165
96. FABIAN, F.W., BLUM, H.B.,
Relative taste potency of
some basic food constituents
and their competitive and
compensatory action
Food Res. 8, (1943),
pp 179 - 193
97. FICKEN, M.S., KARE, M.R.,
Individual variations in the
ability to taste
Poult. Sci. 40, (1961),
p 1402
98. FISCHER, R., KAEHLING, R.,
Increase in taste acuity with
sympathetic stimulation
Recent Advances Biol. Psychiat.
9, (1966) pp 183 - 195
99. FISHMAN, J.Y., Single fiber gustatory im-
pulses in rat and hamster
J. Cell. Comp. Physiol 49,
(1957), p 319
100. FOLEY, J.O., The sensory and motor axons of
the chorda tympani
Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 60,
(1945), p 262

101. FOUS, M., OSTERHAMMEL, P.A.,
Electrogustometry I
1. Intensity relations of
electrical taste
2. The stimulus duration
J. Laryng 82, (1968),
pp 85 - 100
102. FOUS, M., OSTERHAMMEL, P.A.,
Electrogustometry II
1. The spread of the stimu-
lating
2. The electrode Polarization
3. Adaptation in electrical
taste
J.Laryng 83 (1969),
pp 959 - 980
103. FRANK, M., PFAFFMANN, C.,
Taste Nerve Fibers - a random
distribution of sensio-
tivity to four tastes
Science 164 (1969), pp 1183 -
1185
104. FREEMAN, N.K., LINDGREN, F.T., NG, Y.C.,
NICHOLS, A.V.,
Infrared spectra of some lipo-
proteins and related lipids
J. Biol. Chem., 203, (1953),
pp 293 - 304
105. FREGLY, M.Y., WATERS, I.W.,
Hormonal regulation of the
spontaneous NaCl-appetite of
rats

in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T. Pergamon Prss,
N.Y., (1967), pp 439 - 458

106. FREYSS, G., LECAM, D.,
Value of Electrogustometry
Am. otolaryn (Paris) 85,
(1968), pp 351 - 355
107. FROMMER, G.P., Gustatory afferent responses
in the thalamus
in: The physiological and be-
havioral aspects of taste, ed.
KARE, M. R. and HALPERN, B.P.,
Univ. Chicago, Chicago,
(1961), pp 50 - 59
108. FROMMER, G.P., PFAFFMANN, C.,
Electrophysiological analysis
of gustatory, tongue tempera-
ture and tactile representation
in thalamus of albino rat
The Physiologist 4, (1961), p 38
109. FUERST, W.F., KARE, M.R.,
The influence of pH on fluid
preference and tolerance
Poult. Sci. 41, (1962), p 71
110. FULTON, F.J. HOWELLS Textbook of Physiology
W.B. Saunders Comp.,
Philadelphia, London (1948),
pp 371 - 383

111. FUNAKOSHI, M., ZOTTERMAN, Y.,
Effect of salt on sugar re-
sponse
Acta physiol. Scand., (1962)
112. FUNAKOSHI, M., KAWAMURA, Y.,
Relations between taste quali-
ties and parotid gland secre-
tion rate
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYSHI, T., Pergamon Press, N.Y.,
(1967), pp 281 - 288
113. FUNAKOSHI , M. KAWAMURA, J.,
Summated cortical response to
taste stimulation in man
J. Physiol. Soc. Jap. 30,
(1968), pp 282 - 283
114. GANTT, W.H.,
The nervous secretion of
saliva:
Quantitative studies in the
natural unconditioned reflex
secretion of parotid saliva
Am. J. Physiol. 119, (1937),
pp 493 - 507
115. GORDON, G., KITCHELL, R., STRÖM, L., ZOTTERMAN, Y.,
Electrophysiological studies
of thermal and taste reception
in chickens and pigeons
Acta physiol. Scand. 46,
(1959), pp 133 - 151

116. GORDON, G., KITCHELL, R., STRÖM, L.,
ZOTTERMAN, Y.,
The response pattern of taste
fibres in the chorda tympani
of monkey
Acta physiol. Scand. 46,
(1959), pp 119 - 132
117. GRAY, E.C., WATKINS, K.C.,
Electron microscopy of taste
buds of the rat
Zeitschr. F. Zellf. 66,
(1965), pp 583 - 595
118. GUTH, L.,
Taste buds on the cat's cir-
cumvallatae papillae after
reinnervation by glossopharyn-
geal, vagus and hypoglossal
nerves
Anat. Rec. 130, (1958),
pp 25 - 38
119. HAHN, H.,
Über die Ursache der Geschmacks-
empfindung
Klin. Wsch. 15, (1936),
pp 933 - 935
120. HAHN, H., KUCKULIES, G., TRÄGER, H.,
Eine systematische Untersu-
chung der Geschmacksschwellen
Z. Sinnesphysiol. 67, (1938),
pp 457 - 467

121. HALLENBERG, B.A., Untersuchungen über die Geschmacksschmelze einiger einatomiger Alkohole
Skand. Arch. Physiol. 31,
(1914), pp 75 - 80
122. HALPERN, B.P., KARE, M.,
Neural response to tongue stimulation in the domestic food
Poultry Sci. 40, (1961),
p 1412
123. HALPERN, B.P., BERNARD, R.A., KARE, M.,
Amino acids as gustatory stimuli in rat
J. gen. Physiol. 45, (1962),
p 681
124. HALPERN, B.P., Areal differences in gustatory responses recorded in the nucleus of the fasciculus solitarius
Federation Proc. 23, (1964),
p 465
125. HALPERN, B.P., Chemotopic organisation in the bulbar gustatory relay of the rat
Nature 208, (1965), p 393
126. HALPERN, B.P., NELSON, L.M.,
Bulbar gustatory responses to anterior and posterior tongue stimulation in rat
Amer. J. Physiol. 209, (1965),
p 105

127. HALPERN, B.P., Chemical coding in taste -
temporal patterns
in: Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 275 - 284
128. HALPERN, B.P., Chemotopic coding for sucrose
and quinine hydrochloride in
the nucleus of the fasciculus
solitarius
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 549 - 562
129. HARDIMAN, C.W., Rat and hamster chemoreceptor
responses to a large number of
compounds and the formulation
of a generalized chemosensory
equation
Ph. D. Thesis, Florida State
University Talahassee, Florida
(1964)
130. HARRIS, H., KALENUS, H.,
The measurement of taste sensi-
vity to phenyl-thiourea
Am. Eugenics 15, (1949),
pp 24 - 31
131. HASLER, A.D., Olfactory and gustatory senses
of fishes
in: The physiology of fishes,
ed. BROWN, Vol. 2, IV/3,
(1957), pp 187 - 209
Acad. Press N.Y.

132. HAYASHI, T., SUHARA, R., TAKASHITA, H., OHKAMA, K.,
Mechanism of secretion of
resting saliva in man
Keio J. of Med. 14, (1965),
p 19
133. HAYASHI, T., ARAREI, M.,
Natural conditioned salivary
reflex of man alone as well
as in group
in: Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 331 - 336
134. HAYASHI, T., HOSHINO, H., OOTSUKA, T.,
Chemoreceptors in brain to
gammahydroxybutyrate through
cerebrospinal fluid of dogs
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 599 - 608
135. HELLEKANT, G.,
Electrophysiological investi-
gations of the gustatory effect
of alcohol
Acta Physiol. Scand., (1965),
pp 392 - 404
136. HELLEKANT, G.,
Action and interaction of
ethyl-alcohol and some other
substances on the receptors
of the tongue
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 465 - 480

137. HELLEKANT, G., The effect of menthol in
taste receptors
Acta physiol. Scand. 76,
(1969), pp 361 - 368
138. HELMBRECHT, J., Psychophysiology of electric
taste relation of quality and
intensity
Arch. klin. exp. Ohr. Nas. Kehl-
kopfheilk. 192, (1968)
pp 314 - 324
139. HENKIN, R.J., KOPIN, I.J.,
Abnormalities of taste and
smell thresholds in familial
dysautonomia
Life Sciences 3, (1964),
pp 1319
140. HENKIN, R.J., GILL, J.R., BARTER, F.C.,
Studies on taste thresholds
in normal man and in patients
with cortical insufficiency
J. Clin. Invest. 42, (1963),
pp 727
141. HENKIN, R.J., On the mechanism of the taste
defects in familial dys-
autonomia
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 321 - 336

142. HENNING, H., Physiologie und Psychologie
des Geschmackes
Ergeb. der Physiol., Bd. 19,
(1921), p 1
143. HENSEL, H., Allgemeine Sinnesphysiologie,
Hautsinn, Geschmack, Geruch
in: W.Trendelenburg und E.
Schütz: Lehrbuch in zusammen-
hängenden Einzeldarstellungen
Springer-Verlag, Berlin,
Heidelberg, New York (1966),
pp 230 - 264
144. HIJI, J., Preference for and neural
gustatory response to sodium
salts in rats
Kumamoto Med. J. 20, (1967),
pp 129 - 138
145. HOAGLAND, Y., Specific nerve impulses from
gustatory and tactile receptors
in catfish
J.Gen. Physiol. 16, (1933),
pp 685 - 693
146. HODGSON, E.S., STEINHARDT, R.A.,
Hydrocarbon inhibition of
primary chemoreceptor cells
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 737 - 748

147. HOHNES, W., The peripheral nerve biopsy
Recent advances in the path.,
Philadelphia, Blakiston,
(1947)
148. HUBEL, D.H., Tungsten microelectrode for
recording from single units
Science 125, (1957),
pp 449 - 550
149. HUMBOLDT, F.A.v., Versuche über die gereizte
Muskel- und Nervenfasern nebst
Vermutungen über den chemischen
Process des Lebens in der Thier-
und Pflanzenwelt
Posen und Berlin (1797) Bd.II.
150. ICHIOKA, M., SHIMIZU, H., SHIMIZU, T.,
Versuche über den elektrischen
Geschmack
Zschr. f. Biol. 113, (1965),
pp 461 - 471
151. ICHIOKA, M., SHIMIZU, H., SHIMIZU, T.,
Elektrische Reaktion einzelner
Submandibulardrüsenzellen auf
salzigen und sauren Geschmacks-
reiz bei der Ratte
Zschr. f. Biol. 115, (1965),
pp 1 - 8
152. ICHIOKA, M., Gustatory impulses - their
number and temporal pattern
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 481 - 492

153. IGGO, A., The significance of the terminal structure of afferent nerve fibres
Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), p 149
154. IGGO, A., LEEK, B.F., The afferent innervation of the tongue of the sheep
Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 493 - 508
155. IKEDA, S., FURUKAWA, H., YAMAGUCHI, S. An attempt to establish scales of taste. Measurement of delicious taste intensity by THURSTONE-MOSTELLERS method.
Statistical Quality Control 13,
(1962), pp 76 - 79
156. ISHIKO, M., AMATSU, M., Effects of stretch of the tongue on taste responses in glossopharyngeal and chorda tympani nerves of cat
Kumamoto Med. J., 17, (1964),
pp 5 - 17
157. KAHLENBERG, L., The action of solutions on the sense of taste
Bull. Univ. Wisc. Sci. Serv 2,
(1898), p 1

158. KANEKO, T., Taste and constitution of
L-Aminoacids I,
J. Chem. Soc. Japan 59,
(1938), p 433
159. KANEKO, T., Taste and constitution of
L-Aminoacids II,
J. Chem. Soc. Japan, 60,
(1939), p 531
160. KAPUR, K.K., COLLISTER, T., FISCHER, E.,
The effect of denture factors
on the gustatory sensivity of
denture wearers
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 307 - 320
161. KARE, M.R., Comperative aspects of the
sense of taste
in: Physiological and behavio-
ral aspects of taste, ed.
KARE and HALPERN, Univ. Chicago
Press, (1961)
162. KARE, M.R., FICKEN, M.S.,
Comperative Studies on the
Sense of taste
in: Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Pergamon Press,
N.Y., (1963), p 285

163. KAWAMURA, Y., ADACHI, A., OHARA, M., IKEDA, S.,
Neurophysiological studies on
taste effectiveness of flavor
enhancing substances
Amino Acid, Nucleic Acid 10,
(1964), p 168
164. KAWAMURA, Y., ADACHI, A.,
Single taste nerve responses to
the chemical taste enhancers
J. Physiol. Soc. Jap., 27,
(1965), p 279
165. KAWAMURA, Y., ADACHI, A.,
Electrophysiological analysis
of taste effectiveness of soda-
water and CO₂- Gas
Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 431 - 438
166. KERR, A.C.,
The physiological regulation
of salivary secretion in man.
in: The effect of gustatory
stimulation on the production
of salivary secretions.
Pergamon Press, London, (1961)
pp 61 - 73
167. KIMAMURA, K.,
Factors effecting the response
of taste receptors of rat and
hamster
Kumamoto med. J., 14 (2), (1961)
pp 95 - 99

168. KIMAMURA, K., BEIDLER, L.M.,
Microelectric study of taste
receptors of rat and hamster
J. Cell. Comp. Physiol. 58 (2),
(1961), p 131
169. KITCHELL, R., Neural response patterns in
taste,
in: Physiological and behavior-
al aspects of taste, KARE, M.,
Univ. of Chicago Press, (1961)
pp 39 - 49
170. KLOTZ, I.M., Protein interactions
in: The Proteins, Vol 1,
ed. H.NEURATH and K. BAILEY,
Academic Press, N.Y., (1953),
pp 727 - 806
171. KOH, S. D., TEITELBAUM, P.,
Absolute behavioral taste thre-
sholds in the rat
J. Comp. Physiol. Psychol. 54,
(1961), p 223
172. KONISHI, J., ZOTTERMAN, Y.,
Taste functions in carp
Acta physiol Scand. 52, (1961)
p 150
173. KONISHI, J., ZOTTERMAN, Y.,
Taste function in fish
Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 215 - 234

174. KONISHI, J., Studies on the stimulations
of chemoreceptors of fresh-
water fish by dilute
Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 667 - 692
175. LALONDE, E.R., EGLITIS, J.A.,
Number and distribution of
taste buds on the epiglottis,
pharynx, larynx, soft palate
and uvula in a human new born
Anat. Rec. 140, (1961), p 91
176. LANDGREN, S., LILJESTRAND, G., ZOTTERMAN, Y.,
Chemical transmission in taste
fibre endings
Acta physiol. Scand. 40, (1954),
pp 210 - 221
177. LANDGREN, S., Convergence of tactile, thermal
and gustatory impulses on single
cortical cells
(1957)
178. LASHLEY, K.S., Reflex secretion of the human
parotid gland
J. Exp. Psychol. 1, (1916),
pp 461 - 493
179. LAULER, D.P., HICKLER, R.B., THORN, G.W.,
The salivary sodium-potassium
ratio
Neur. Eng. J. Med. 267, (1962),
p 1136

180. LAWRENCE, A.R., FERGUSON, L.N.,
Exploratory physicochemical
studies on the sense of taste
Nature 183, (1959), p 1469
181. LE MAGNEN, J.,
Le rôle des stimulations ol-
factogustatives dans les
mecanismes de regulation
de la prise alimentaire.
Ann. nutr. 10, (1956),
p 1953
182. LEWIS, D., DANDY, W.E.,
The course of nerve fibres
transmitting sensations of
taste
Arch. Surg. 21, (1930),
p 249
183. LILJESTRAND, G.,
Über den Schwellenwert des
sauren Geschmacks
Arch. Neerl. de Physiol. 7,
(1922), p 523
184. LILJESTRAND, G., ZOTTERMAN, Y.,
The water taste in mammals
Acta physiol. Scand. 32,
(1954), p 291
185. LINDENMAIER, P., KARE, M.R.,
The taste end organs of
chicken
Poult. Sci. 38, (1959),
p 545

186. MAKOUS, W., NORD, S., OAKLEY, B., PFAFFMANN, C.,
The gustatory relay in the
medulla
Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 382 - 394
187. MAY, R.M., The relation of nerves to de-
generating and regenerating
taste buds
J. Exp. Zool. 42, (1925),
pp 371 - 410
188. MONCRIEFF, R.W., The chemical senses
Leonhard Hill, London
189. MONISON, G.R., The relative effectiveness of
salt stimuli for the rat
Canad. J. Psychol. 23, (1969),
pp 34 - 40
190. MOORE, C.A., ELLIOTT, R.,
Numerical and regional distri-
bution of taste buds on the
tongue of birds
J.Comp.Neur. 84, (1946),
p 119
191. MORITA, H., Effects of salts on sugar recep-
tor of fleshfly
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), p 787

192. MURRAY, R.G., MURRAY, A., FUJIMOTO, S.,
Fine structure of gustatory
cells in rabbit taste buds
J. Ultrastruct. Res. 27,
(1969), pp 444 - 461
193. NACHMANN, M., The inheritance of saccharin
preference
J. Comp. Physiol. Psychol. 52,
(1959), p 451
194. NAGAKI, J., YAMASHITA, S., SATO, M.,
Neural response of cat to
taste stimuli of varying
temperatures
Jap. J. Physiol. 14, (1964),
pp 76 - 89
195. NAGEL, W., Der Geschmackssinn, in W.NAGEL:
Handbuch der Physiologie des
Menschen, Bd. III/2, Braunschweig,
(1905), pp 621 - 646
196. OAKLEY, B., PFAFFMANN, C.,
Electrophysiologically moni-
tored lesions in the gustatory
thalamic relay of the albino
rat
J. Comp. Physiol. Psychol. 55,
(1962), p 155
197. OAKLEY, B., Microelectrode analysis of
second order gustatory neurons
in albino rat
Ph. D. Thesis, Brown Univ. Pro-
vidence, Rhode Island, (1962)

198. OAKLEY, B., Altered taste responses from
cross-regenerated taste nerves
in the rat
in: Olfaction and Taste II, ed.
Hayashi, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 535 - 548
199. OEHRWALL, H., Untersuchungen über den Ge-
schmackssinn
Scand. Arch. Physiol. 2,
(1891), pp 1 - 69
200. OERTLY, E., MYRES, R.G., A new theory relating constitu-
tion to taste
J. Amer. Chem. Soc. 41,
(1919), pp 855 - 867
201. OGAWA, H., SATO, M., YAMASHITA, S., Multiple sensitivity of chorda
tympani fibres of the rat and
hamster to gustatory and thermal
stimuli
J. Physiol (London) 199,
(1968), pp 223 - 240
202. OGAWA, H., SATO, M., YAMASHITA, S., Gustatory impulse discharges
in response to saccharin in
rat and hamster
J. Physiol. (London), 204,
(1969), pp 311 - 329
203. OLMSTEDT, J.M.D., Taste fibres and the chorda
tympani nerve
J. Comp. Neur. 34, (1922),
p 337

204. OMAND, E., DETHIER, V.G.,
An electrophysiological analysis of the action of carbohydrates on the sugar receptor of the blowfly
Proc. nat. acad. sci. USA 62, (1969), pp 136 - 143
205. PARKER, G.H.,
Smell, taste and allied senses in vertebrates
J.B. Lippencott
206. PATTON, H.D.,
Taste, Olfaction and visceral sensations,
in: Medical Physiology and Biophysics, ed. RUCH, T.C.,
SAUNDERS, Philadelphia, (1960),
pp 369 - 385
207. PAVLOV, J.P.,
The work of digestive glands
2nd. Eng. Ed., London, cited
by DAWES, C., in J. Physiol. 10, 1964, (1910), pp 243 - 258
208. PAYNE, A.,
The sense of smell in snakes
J.Bomb. Nat. Hist. Soc. 45, (1945), p 507
209. PERRI, V., SACCHI, O., RAPUZZI, G.,
Influence of some thiamine antagonists on taste receptors
Experientia 25, (1969),
pp 40 - 41

210. PLATTIG, K.H., Über den elektrischen Geschmack
2. f. Biol. 116, (1969),
pp 161 - 211
211. PFAFFMANN, C., Gustatory afferent impulses
J. Comp. Physiol. 17 (2),
pp 243 - 258, (1941)
212. PFAFFMANN, C., BARE, J.K.,
Gustatory nerve discharge in
normal and adrenalectomized
rats
J. Comp. Physiol. Psychol. 43,
(1950), p 320
213. PFAFFMANN, C., Taste preference and aversions
following lingual denervation
J. Comp. Physiol. Psychol. 45,
(1952), p 393
214. PFAFFMANN, C., Species differences in taste
sensivity
Science, (1953), p 470
215. PFAFFMANN, C., Gustatory nerve impulses in
rat, cat and rabbit
J. Neurophysiol. 18, (1955),
pp 429 - 446
216. PFAFFMANN, C., The sense of taste
in: Handbook of physiology,
Vol. 1, (1959), pp 507 -
534, Amer. Physiol. Soc. Wash.
D.C.,

217. PFAFFMANN, C., MC BURNEY, D.H.,
Gustatory adaptation to saliva
and NaCl
in: Proc. Intern. Union Physiol.
Sci. XXII. Intern. Congr.,
Leiden, II, (1962) p 1028
218. PFAFFMANN, C., Sensory process and their re-
lation to behavior: studies on
the sense of taste as a model
S-R system
in: Psychology: A study of
Science ed. KOCH, S., MC GRAW
HILL, N.Y., (1962), p 380
219. PFAFFMANN, C., ERICKSON, R.P., FROMMER, G.P.,
HALPERN, B.P., Gustatory discharge in rat me-
dulla
in: Sensory communication, ed.
ROSENBLITH, N.Y., WILEY,
(1961), pp 455 - 474
220. PFAFFMANN, C., POWERS, J.B.,
Partial adaptation of taste
Psychon. Sci. 1, (1964),
p 41
221. PFAFFMANN, C., Taste, its sensory and moti-
vating properties
Amer. Scientist 52, (1964),
pp 187 - 206
222. PFAFFMANN, C., Taste stimulation and pre-
ference behavior
Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
(1963), pp 257 - 274

223. PFAFFMANN, C., FISHER, G.L., FRANK, M.K.,
The sensory and behavioral
factors in taste preference
in: Olfaction and Taste, II,
ed. HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 361 - 382
224. PUMPHREY, R.Y., Nerve impulses from receptors
in the mouth of the frog
J. Cell. Comp. Physiol 6,
(1935), p 457
225. RAETHER, M., Über die Einwirkung verschiede-
ner einwertiger Alkohole auf
sensible Nerven und nervenen-
digungen
Gebr. Tönnies Verlag, Düsseldorf,
(1905)
226. RAPUZZI, G., RICAGNO, G.,
Slow electric potentials of the
lingual surface during activa-
tion of the gustatory receptors
in the frog
Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. 45,
(1969), pp 59 - 62
227. RENQUIST, Y., Der Schwellenwert des Geschmacks-
reizes bei einigen Verbindungen
Scand. Arch. Physiol. 40,
(1920), p 117
228. RICHARDS, T., The relation of the taste of
acids to ther degree of dis-
soziation
Amer. Chem. J., 20, (1898),
pp 121 - 126

229. RICHTER, C.P., Salt taste thresholds of normal and adrenalectomized rats
Endocrinology 24, (1939),
pp 367 - 371
230. RICHTER, C.P., Transmission of taste sensation in animals
Trans. Amer. Neurol. Ass. 65,
(1939), pp 49 - 50
231. RICHTER, C.P., CAMPBELL, K.H.,
Sucrose taste thresholds of rats and hamsters
Amer. J. Physiol. 128, (1940),
p 291
232. ROGERS, V.P., HARTKE, G.T., KITCHELL, R.L.,
Behavioral technique to analyse a dog's ability to discriminate flavors in commercial food products
in: Olfaction and Taste II, ed. HAYASHI, T., Pergamon Press, N.Y., (1967), pp 353 - 360
233. RUBIN, T.R., GRIFFIN, E., FISCHER, R.,
A physicochemical treatment of taste thresholds
Nature 195, (1962), pp 362 - 364

234. SAKAMOTO, M. Analysis of chorda tympani
response for chemical stimu-
lation to rat tongue utilizing
new summator
Bull. Tokyo Med. Dent. Univ.
14, (1967), pp 471 - 485
235. SANDMEYER, W., Über das Verkalten der Ge-
schmacksknospen nach Durch-
trennung des nervus glosso-
pharyngeus
Arch. Anat. Physiol. 101,
(1895), p 269
236. SATO, M., KURANO, K., Electrophysiology of gusta-
tory receptors in electrical
activity of single cells
Jgakushoin, Hongo, Tokio,
(1960), pp 77 - 95
237. SATO, M., The effect of temperature
change on the response of
taste receptors
in: Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 151 - 164
238. SATO, M., YAMASHITA, S., OGAWA, H., Patterns of impulses produced
by MSG and 5'-ribonucleotides
in taste units of the rat
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press, N.Y.
(1967), pp 399 - 410

239. SATO, T., The response of frog taste
 cells
 Experientia 25, (1969),
 pp 709 - 710
240. SATO, J., ISHIKAWA, T., ISHIKO, N.,
 Depressant and stimulating
 actions of cations and anions
 on gustatory receptors in the
 cat
 Kumamoto med. J. 22, (1969),
 pp 54 - 66
241. SAXENA, K.N., Some factors governing ol-
 factory and gustatory responses
 of insects
 in: Olfaction and Taste II, ed.
 HAYASHI, T., Pergamon Press,
 N.Y., (1967), pp 799 - 820
242. SCHNEYER, L.H., LEVIN, L.K.,
 Rate of secretion by exogenously
 stimulated salivary gland pairs
 of man
 J. Appl. Physiol. 7, (1955),
 pp 609 - 613
243. SCHUTZ, H.G., PILGRIM, F.J.,
 Sweatness of various compounds
 and its measurement
 Food Research 22, (1957),
 p 206

244. SHANNON, J.L., PRIGMORE, J.R., CHAUNCEY, H.H.,
Modified Carlson - Crittendon
device for the collection of
the parotid fluid
J. Dental Res. 41, (1962),
pp 778 - 783
245. SHORE, L.E., A contribution to our know-
ledge of taste sensation
J. Physiol. (London), 13,
(1892), p 191
246. SIEGLBAER, F., Lehrbuch der normalen Anato-
mie des Menschen
Urban und Schwarzenberg Verl.,
Innsbruck, (1963)
247. SKRAMLIK,VON, E., Physiologie des Geschmackssinns
in: Handbuch der normalen und
pathologischen Physiologie,
Springer-Verlag, Berlin,
(1926)
248. SKRAMLIK,VON,E., The fundamental substrates of
taste
in: Olfaction and Taste, ed.
Zotterman, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 125-132
249. SOBOTTA - BECHER, Atlas der Anatomie des Menschen
Urban und Schwarzenberg-Verlag,
Berlin, (1962)

250. STEINHARDT, R.G., Taste structure correlation
with a alpha-D-Mannose and
a beta-D-Mannose
Science 135, (1962),
pp 367 - 368
251. STONE, H., Gustatory response to L-amino-
acids in man
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 289 - 306
252. SUHARA, R., ASAKAWA, H.,
On the composition of human
parotid resting saliva and
reflex saliva
Dent. J. Nihon Univ. 1, (1958)
p 153
253. SUHARA, R., TAKASHITA, H., YAZAKI, S.,
Study on the salivary secretion
due to taste stimuli in rabbits
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 337 - 342
254. SULZER, J.G., Histoire de l'Académie Royales
des Sciences et Belles Lettres,
Memoires.
Cl. Phil. Spec. Berlin, (1754),
Tome 8, Fußnote 356
255. TAMAR, H., Taste responses of opposum
and rat
Amer. J. Physiol. 187, (1956),
p 636

256. TATEDA, H., BEIDLER, L.M.,
The receptor potential of the
taste cell of the rat
J. gen. Physiol. 47 (3),
(1964), p 479
257. TATEDA, H.,
Sugar receptor and alpha-
amino-acid in the rat
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 383 - 398
258. TAYLOR, N., FARTHING, F., BERMAN, R.,
Quantitative measurement on
acid taste and their bearing
on the nature of the nerve
receptors
Protoplasma 10, (1930),
pp 84 - 97
259. TEITELBAUM, P., EPSTEIN, A.N.,
The role of taste and smell
in the regulation of food and
water intake
Olfaction and Taste, ed.
ZOTTERMAN, Y., Pergamon Press,
N.Y., (1963), pp 347 - 360
260. TRUDEL, D.J.
Untersuchungen über Geschmacks-
reaktionen der Fische auf süße
Stoffe
Z. Vergl. Physiol. 10,
(1929), pp 367 - 409
261. TUCKERMANN, F.,
On the gustatory organs of

some of the mammalia
J. morph. 4, (1890),
pp 152 - 193

262. VINTSCHGAU, VON, M.,
Beobachtungen über die Ver-
änderung der Schmeckbecher nach
Durchschneidung des Nervus
glossopharyngeus
Pflüg. Arch. ges. Physiol. 23,
(1880), pp 1 - 13
263. VINTSCHGAU, VON, M.,
Physiologie des Geschmacks-
sinnes
in: L. Herrmann: Handbuch der
Physiologie, Leipzig, (1880),
Bd 3/II, p 145
264. VOLTA, A.,
Collezione dell'opere, Tome II,
part I, Firenze (1816)
265. WAKABAYASHI, T., SATO, G., OHSUMI, Z.,
Temporal patterns of nerve
stimulation and activity of
effector
J. Physiol. Soc. Japan. 27,
(1965), p 138
266. WALL, P.D.,
Repetitive discharge of neurons
J. neurophysiol. 22, (1959),
pp 305 - 320

267. WANG, M.B., BERNARD, R.A.,
Characterization and interaction of taste responses in chorda tympani fibres of the cat
Brain Res. 15, (1969),
pp 567 - 570
268. WARREN, R.M., PFAFFMANN, C.,
Suppression by the sweet taste by potassium gymnemate
J. Appl. Physiol. 14,
(1959), pp 40 - 42
269. WARREN, R.M.,
Taste perception, a literature survey.
Project Report No. S.D. 6222
General Food Corp. Research and Development Dept., Central Laboratories, Hoboken, N.Y.,
(1953)
270. WEBER, H.,
An electric gustometer and its use
2. Med. Labortechn. 9, (1968),
pp 296 - 302
271. WHITESIDE, B.,
Nerve overlap in gustatory apparatus of the rat
J. Comp. Neurol. 44, (1927),
pp 363 - 377
272. WILLIAMS, C.H. LIVINGSTON, A., GANTT, W.H.,
The electrolytic concentration of salivary conditional and

- unconditional reflexes
in: Olfaction and Taste II, ed.
HAYASHI, T., Pergamon Press,
N.Y., (1967), pp 342 - 352
273. WILSON, I.B., Specifity in cholinesterase
 reaction
 in: Molecular Structure and
 Biological Specifity, ed.
 L.PAULING and H.A. ITANO,
 American Institute of Biological
 Sciences, Washington, (1957),
 pp 174 - 185
274. WOOLSEY, C.N., Organisation of somatic sen-
 sory and motor areas of the
 cerebral cortex
 in: Biological and chemical
 bases of behavior, ed. HARLOW,
 H.F. and WOOLSEY, C.N., Univ.
 Wis., Madison, (1958),
 pp 63 - 81
275. YACKGAN, K.S., Biological effects of Gymnema
 sylvestre fractions
 Alabama, J. Med. Sci.6, (1969),
 pp 455 - 463
276. YAMADA, K. The glossopharyngeal nerve re-
 sponse to taste and thermal
 stimuli in the rat, rabbit,
 and cat.
 Kumamoto Med. J., 18, (1965),
 pp 106 - 108

277. ZOTTERMAN, Y., Action potentials in the
glossopharyngeal nerve and
chorda tympani
Scand. Arch. Physiol. 72,
(1935), pp 73 - 77
278. ZOTTERMAN, Y., Specific action potentials
in the lingual nerve of cat
Scand. Arch. Physiol. 75,
(1936), pp 106 - 119
279. ZOTTERMAN, Y , The response of the frogs taste
fibres to the application of
pure water
Acta Physiol. Scand. 18,
(1949), pp 181 - 189
280. ZOTTERMAN, Y., Species differences in water
taste
Acta Physiol. Scand. 37,
(1956), pp 60 - 70
281. ZOTTERMAN, Y., Elektrophysiologie der Ge-
schmacksreceptoren
Berliner Med. 7, (1956),
pp 205 - 208
282. ZOTTERMAN, Y., The nervous mechanism of taste
Ann. N.Y. Acad. Sci. 81 (2),
p 358
283. ZOTTERMAN, Y., Studies in the nervous me-
chanism of taste
Proc. 15 Gen. Assembly Jap.
Med. Congress 5, (1959),
pp 1039 - 1044

X. Lebenslauf

Am 3.9.1944 wurde ich, Gerhard, Josef, Rudolf Waller als Sohn des damaligen Unteroffiziers Josef Waller und seiner Ehefrau Gisela, geb. Gimpl, in Eger geboren.

Aufgrund der Kriegsereignisse kamen wir 1945 nach Wirsberg/Ofr., wo ich 1950 eingeschult wurde. 1952 zogen wir nach Bayreuth. Dort trat ich 1954 in die Staatl. Oberrealschule ein, an der ich im Juli 1963 das Abitur ablegte.

Mit dem Wintersemester 1963/64 begann ich an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen das Studium der Medizin, das ich nach dem Wintersemester 1968/69 mit dem Staatsexamen abschloß. Im September 1969 wurde ich zum Dr.med. promoviert.

Parallel zum Medizinstudium begann ich im Sommersemester 1968 das Studium der Zahnheilkunde, das ich nach dem Wintersemester 1970/71 mit dem Staatsexamen abschloß.

Offsetdruck-Fotodruck

J. Hogl, 8520 Erlangen Hauptstr. 109, (Nähe Martin-Luther-Platz) Tel. 22990
